

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 29. BAND

DER GANZEN REIHE 129. BAND

1. HEFT

MIT 39 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1934

Flora. N. F. Band 29

Heft 1

S. 1—112, Jena, 19. 7. 1934

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
FRANCKE, HANS-LOTHAR, Beiträge zur Kenntnis der Mykorrhiza von <i>Monotropa hypopitys</i> L. Analyse und Synthese der Symbiose. Mit 15 Abbildungen und 2 Diagrammen im Text . . .	1—52
HELM, JOHANNES, Über Baueigentümlichkeiten der Infloreszenzen einiger tropischer Gräser. Mit 17 Abbildungen im Text . . .	53—93
TROLL, WILHELM, Grundsätzliches zum Stigmarienproblem. Mit 5 Abbildungen im Text	94—112

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Hefen. Je 4 Hefen bilden einen Band. Im Jahre 1934 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. C. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen; Dissertationen werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Wunsch unentgeltlich geliefert.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Neue Veröffentlichung

Die Flechten

Eine Einführung in ihre allgemeine Kenntnis

Auf Grund neuerer Forschungen und kritisch dargestellt von

Dr. Friedrich Tobler

o. Prof. der Botanik an der Technischen Hochschule Dresden
Direktor des Botanischen Instituts und Gartens

Mit 66 Abbildungen im Text

V, 84 S. gr. 8°

1934

Rmk 5.50

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Wesen und Leben der Flechten. 3. Haushalt und Wachstum des Flechtenkörpers. 4. Die Doppelnatur der Flechten. Register.

Die Anregung zur vorliegenden Darstellung kam dem Verfasser von Vorlesungen, die er im Herbst 1931 auf eine an ihn ergangene Einladung hin an der Universität London abhielt. Das dauernde Anwachsen des neuen Stoffes auf diesem Gebiet trug mit zur Verzögerung einer Drucklegung der damals vorgetragenen Gedankengänge bei. Inzwischen erschien es dem Verfasser auch erwünscht, durch Hinweise hervorzuheben, wann und woher die einzelnen Daten gekommen waren und so in das Besondere einzuführen, das ihm bei dem Entwurf vorschwebte.

Denn es handelte sich nicht darum, einen Auszug aus von jedermann leicht zu erfassenden einzelnen Arbeiten zu bringen, sondern — dabei gestützt vor allem auf seine eigene langjährige Untersuchung — einer erst jetzt möglichen und nicht weit genug verbreiteten allgemeinen Kenntnis der Flechten Geltung zu verschaffen und damit zu weiterer Untersuchung anzuregen. Der Verfasser hat einer weder anatomischen noch etwa morphologisch-systematischen, sondern einer wirklich schon begründeten, allgemeinen und physiologischen Erfassung dieser merkwürdigen Pflanzengruppe den Weg bereitet.

Beilage: Prospekt „Pflanzenernährung, Pflanzenbau, Pflanzenökologie“ vom Verlag Gustav Fischer in Jena.

Beiträge zur Kenntnis der Mykorrhiza von *Monotropia hypopitys* L.

Analyse und Synthese der Symbiose.

Von Hans-Lothar Francke.

Mit 15 Abbildungen und 2 Diagrammen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Würzburg.)

Einleitung.

Das Problem der Ernährungsweise bei den holosaprophytischen höheren Pflanzen hat begreiflicherweise schon seit langer Zeit das besondere Interesse der Botaniker in Anspruch genommen.

Die chlorophyllfreien Vertreter unter den Orchideen sind in dieser Hinsicht schon eingehend untersucht worden. Vor allem ist der Vorgang der Nährstoffübertragung vom Pilzsymbionten auf die höhere Pflanze bei ptyophagen Mykorrhizen durch die Arbeiten von Kusano und Burgeff (1932) für einige holosaprophytische *Gastrodia*-Arten genau dargestellt worden.

Dagegen sind wir über die Art und Weise der Nährstoffgewinnung und damit auch über die Bedeutung der Mykorrhiza bei den chlorophyllfreien Arten anderer Familien, z. B. Polygalaceen und Gentianaceen, noch recht im unklaren, was seinen Grund hauptsächlich darin haben dürfte, daß das für die Untersuchung dieser tropischen Gewächse benötigte Material verhältnismäßig schwer zu erhalten ist.

Die holosaprophytische Pirolacee *Monotropia hypopitys* L., die eine weite Verbreitung in Europa besitzt, erschien hingegen für eine solche Untersuchung geeignet. Viele Autoren haben sich schon mit der Ernährungsweise dieser interessanten Pflanze beschäftigt; die Ergebnisse — auch die der letzten Untersuchungen — sind jedoch noch sehr unvollständig.

Unter den neueren Arbeiten über *M. h.*¹⁾ mutet besonders der Bericht Peklos über das gelegentliche Vorkommen völlig unverpilzter Exemplare dieser Pflanze recht merkwürdig an. Auch soll nach den Mitteilungen dieses Autors das „Wurzelsystem“²⁾ von *M. h.* in verschiedenen Bodentiefen bzw. verschiedener Bodenzusammensetzung wechselnde Gestalt besitzen, eine Erscheinung, die allerdings von anderen Forschern bestätigt wird.

1) Abkürzung für *Monotropia hypopitys* L.

2) Nach Velenovsky (1907) sind die unterirdischen Organe von *M. h.* morphologisch weder als Achse noch als Wurzeln anzusehen; er nennt sie deshalb „Prokauome“. Besonders charakteristisch für diese ist die endogene Verzweigungsart und die endogene Entwicklung der Blütenprosse.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war, einmal die Frage des angeblichen Vorkommens unverpilzter Prokaulome bei *M. h.* zu klären und zu prüfen, ob und welche Beziehungen bestehen zwischen der Gestalt des Prokauloms und der Bodenzusammensetzung. Ferner sollten eingehende zytologische und mikrochemische Untersuchungen an der Mykorrhiza vorgenommen und auf Grund des Befundes das Verhältnis der beiden Symbionten zueinander, vor allem auch die Art der Nährstoffaufnahme, dargestellt werden. Weiterhin bestand die Aufgabe, den Pilz zu isolieren und in Reinkultur zu züchten; endlich die Keimung des Samens — ein noch ungelöstes Problem — zu erreichen und schließlich die Synthese der Mykorrhiza zu vollziehen.

I. Charakterisierung der Standorte, die das Untersuchungsmaterial lieferten.

Hinsichtlich des Bodens und der Gesteinsunterlage ist *M. h.*, wie von verschiedenen Autoren berichtet wird, wenig wählerisch. Die Pflanze findet sich sowohl auf Rotliegendem, Basalt, Muschelkalk, als auch auf Gneis, Granit, Sand, ebenso auch auf lehmigen oder mergelhaltigen Böden. Auch vom Feuchtigkeitsgrad des Bodens ist sie wenig abhängig. Man trifft sie in feuchten Fichtenwäldungen, ebenso wie in trockenen Kieferwäldern. In den Waldgebieten um Würzburg findet sich der Fichtenspargel recht häufig, und zwar in den beiden Varietäten *hirsuta* und *glabra*, die hier bezüglich ihres Vorkommens im Laub- oder Nadelwald streng getrennt zu sein scheinen; *glabra* fand ich stets in Laubgehölzen, *hirsuta* nur in Nadelwäldern.

Von den Standorten des Fichtenspargels in der Umgebung Würzburgs wählte ich fünf aus, die hinsichtlich der Bodenzusammensetzung, der Gesteinsunterlage, sowie vor allem der Vegetation, möglichst weitgehende Unterschiede aufwiesen.

Standort I: Nikolaushalden b. Würzburg. Ältere, düstere Kiefernanzpflanzung; Bodenoberfläche: bis auf *Monotropa* und Pilze fast vegetationslos; Streudecke: Kiefernadeln, 4–6 cm¹) dick; obere Humusdecke: ca. 10 cm dick, pH 5,3–5,5; Glührückstand: 23,7%; unterer Humus: pH 6,6–7,0; Glührückstand: 82,3%; Untergrund: lehmig, stark kalkhaltig, steinig.

Standort II: Plateau b. Erlabrunn (rechte Mainseite). Jüngerer, ziemlich lichter Kiefernbestand; Bodenoberfläche: zusammenhängende, ca. 8 cm dicke Moosdecke, sonst sehr vegetationsarm; Streudecke fehlt; obere Humusdecke: ca. 7 cm dick, pH 5,2–5,4; Glührückstand: 34,5%; unterer Humus: pH 6,8–7,0; Glührückstand: 83,4%; Untergrund: lehmig, stark kalkhaltig, steinig.

Standort III: Plateau b. Sommerhausen. Ca. 40-jährige, düstere Kiefernwaldung; Bodenoberfläche: zusammenhängende Moosdecke, bis auf *Monotropa* und Pilze fast vegetationslos; Streudecke fehlt; obere Humusdecke: ca. 10 cm dick, pH 4,4–4,6; Glührückstand: 55,7%; unterer Humus: pH 4,8–5,0; Glührückstand: 93,3%; Untergrund: sandig.

1) Die in dieser Zusammenstellung aufgeführten Zahlen sind die Mittelwerte von je 5 Messungen.

Standort IV: Plateau b. Erlabrunn (rechte Mainseite). Älterer, düsterer Buchenwald; Bodenoberfläche: sehr vegetationsarm, einige Exemplare von *Anem. nemorosa*, *Prim. officinalis*, *Neottia* dagegen reichlich vorhanden; Streudecke: Buchenlaub, ca. 5 cm dick; obere Humusdecke ca. 11 cm dick; pH 4,5–4,7; Glührückstand: 49,8%; unterer Humus: pH 6,6–6,8; Glührückstand 77,2%; Untergrund: lehmig-tonig, kalkhaltig.

Standort V: Plateau b. Ochsenfurt (rechte Mainseite). Junges, dichtes, sehr düsteres Laubgehölz, vorwiegend aus *Quercus* und *Corylus* bestehend; Bodenoberfläche: sehr vegetationsarm, es finden sich nur einige typische Schattenpflanzen (*Asar. europaeum*, *Anem. nemorosa* u. a.); Streudecke: Mischlaub, ca. 4 cm dick; obere Humusdecke: ca. 6 cm dick, pH 4,6–4,8; Glührückstand: 21,3%; unterer Humus: pH 6,6–6,8; Glührückstand: 78,7%; Untergrund: lehmig-tonig, kalkhaltig.

Die Bestimmung der pH-Werte sowie der Zusammensetzung der Böden (organischer und anorganischer Anteil) erfolgte Ende Juni, zu einer Zeit, wo die Wachstumsintensität des Fichtenspargels besonders groß ist. Die Untersuchungstage waren regenfrei, so daß eine pH-Veränderung der Böden infolge Auslaugens durch Regenwasser während dieser Zeit nicht eintreten konnte. Zur Ermittlung der Azidität gab ich in ein Reagenzglas (Jenaer Glas) gleiche Gewichtsmengen frischen Bodens und Wassers. Die Mischung ließ ich unter öfterem Umschütteln 24 Stunden stehen, goß nach dem Absetzen die überstehende Flüssigkeit ab und bestimmte darin den pH-Wert mittels des Doppelkeilkolorimeters nach Bjerrum-Arrhenius. Als Indikator benutzte ich für die Bestimmung der pH-Werte von 4,4 bis 6,0 Methylrot, und für solche von 6,0 bis 7,7, Bromthymolblau. Für die Grenzwerte bei pH 6 wurde Bromkresolpurpur verwandt, das einen Umschlagsbereich von 5,2 bis 7,0 besitzt.

Diese Methode gibt zwar keine genauen Werte, war aber für meine Zwecke ausreichend.

Wie zu erwarten, ist in allen untersuchten Böden der Gehalt an organischer Substanz in der oberen Humusschicht viel größer als in der unteren. Der Glührückstand ist am geringsten im oberen Humus vom Standort I. Das ist verständlich, weil hier infolge des höheren Alters des Nadelholzbestandes die Humusdecke eine größere Dicke gegenüber der Humusschicht vom Standorte II und III erreicht hat. Dagegen ist im unteren Humus der Anteil an organischer Substanz bei Standort IV am größten. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, daß in diesem Boden die Mineralisierung langsamer vonstatten geht als im Humus der anderen Standorte. Während die Azidität im oberen Humus, die vor allem durch den Gehalt an organischen Stoffen bedingt ist, zwischen den verschiedenen Standortböden nur verhältnismäßig geringe Unterschiede aufweist, finden sich im unteren Humus starke Differenzen bei dem Vergleich der pH-Werte aus verschiedenen Böden. Hier übt der Kalkgehalt der Unterlage einen deutlichen Einfluß aus, wie ein Vergleich der Werte von den Standorten I und III zeigt. Alle Standorte zeigen auffallende Vegetationsarmut; außer Heterotrophen finden sich im allgemeinen nur typische Schattenpflanzen vor.

II. Die verschiedenartige Gestalt des Prokauloms und ihre Beziehung zur Bodenbeschaffenheit.

M. h. besitzt ein ausdauerndes Prokaulom, das aus zahlreichen äußerst brüchigen, fleischigen Ästen besteht, die sich wiederholt verzweigen. Oft sind die Zweige knäuelartig verschlungen und mit Baumwurzeln innig verflochten. Wurzelhaare fehlen. Das Prokaulom ist von einem mehr oder weniger dicken Pilzmantel umgeben (ektotrophe Mykorrhiza).

Das Wurzelsystem der höheren Pflanzen kann in verschiedener Weise ausgebildet sein. Bei zahlreichen Pflanzen findet sich ein „intensiv“ arbeitendes Wurzelwerk aus kurzen, aber sehr reich verzweigten Wurzeln bestehend, das ein kleines Bodenstück bis zum geringsten Teil ausnützt. Die Mehrzahl der Pflanzen besitzt jedoch ein „extensives“ Wurzelsystem, das durch längere Wurzeln und geringere Verzweigung gekennzeichnet ist, und durch welches ein ausgedehntes Gebiet weniger gut bearbeitet wird. Natürlich existieren alle Übergänge zwischen diesen beiden Gruppen. Das Wurzelsystem der Pflanzen hat die Fähigkeit, sich der Bodenbeschaffenheit, z. B. dem Feuchtigkeits- oder Nährstoffgehalt des Bodens, in sehr hohem Maße anzupassen. Die selbständig sich ernährenden, also autotrophen Pflanzen, zeigen daher im Rohhumusboden, der für sie, vor allem wegen des Fehlens der Nitrate, nährstoffarm ist, sehr ausgeprägt den extensiven Typus des Wurzelsystems. Die meisten obligat-mykotrophen, chlorophyllfreien Humusbewohner besitzen dagegen in besonders charakteristischer Ausbildung ein intensiv arbeitendes Wurzelsystem. Das ist ohne weiteres verständlich, denn für sie ist ein ausgedehntes Wurzelwerk entbehrlich. Die Hyphen ihres Wurzelpilzes strahlen ja weit in den Humus aus und besorgen für sie das Herbeischaffen der notwendigen Nährstoffe.

Danach sollte man annehmen, daß auch für *M. h.* ein intensiv arbeitendes Wurzelsystem charakteristisch ist. Das ist aber durchaus nicht die Regel, manche Exemplare besitzen sogar ein recht ausgedehntes Prokaulom.

Schon Schacht bemerkt, daß das „Knäuel“ beim Fichtenspargel der Laubwälder dichter verschlungen ist als bei den in Kiefernwäldungen wachsenden Individuen. Ebenso ist nach Drude „der Wurzelstock“ von *M. h.* var. *hirsuta* in der Erde „mehr verbreitet“ als bei var. *glabra*. Man könnte daraus folgern, daß die Prokaulome der beiden Varietäten in verschiedener Weise entwickelt sind, und zwar bei *hirsuta* mehr extensiv und bei *glabra* intensiv. Domin kommt aber zu der Ansicht, daß kein konstanter Unterschied zwischen den Prokaulomen der beiden Formen besteht. Peklo wiederum findet, daß das Wurzelsystem der Exemplare aus humosem Boden „kompakte Klumpen“ bildet, während die Wurzeln der „tonigen Individuen“ ausgedehnteres Wachstum zeigen. Zu einem ähnlichen Ergebnis kommt Christoph.

Als Resultat meiner Untersuchungen ergab sich eine deutliche Beziehung zwischen dem Gehalt des Bodens an organischer Substanz und der Gestalt des Prokauloms. Ist der Anteil an organischer Substanz groß, z. B. im Rohhumus, dann findet sich ein intensiv arbeitendes Prokaulom, ein sehr reich verzweigtes, dichtes Knäuel. In den sandigen, nur verhältnismäßig wenig organische Stoffe enthaltenden Böden

(Standort III) besitzen dagegen die Exemplare ein ungewöhnlich weit ausgedehntes Prokaulom mit langen Seitenzweigen. Bei *M. h.* zeigen also gerade umgekehrt wie bei den autotrophen Pflanzen die unterirdischen Organe im humusreichen intensive, im humusarmen Boden extensive Verzweigungsart.

Die Wasserstoffionenkonzentration, die ja in den verschiedenen Bodentiefen und Bodenarten eine wechselnde ist, kann man für diese Erscheinung nicht — zum mindesten nicht unmittelbar — verantwortlich machen, da nach den Versuchen verschiedener Autoren, vor allem Melins (1925) kein Parallelismus zwischen der Wasserstoffionenkonzentration und dem Wurzelwachstum besteht.

Peklo fand weiterhin, daß die Wurzeln von *M. h.* bei humosen Exemplaren reich mit Mykorrhizen versehen sind, während die Verpilzung bei solchen aus sandigem oder lehmigem Boden stark zurücktritt. Christoph bestätigt diese Angaben.

Aus meinen diesbezüglichen Untersuchungen resultierte, daß eine auffallende Abhängigkeit vorhanden ist in der Stärke der Wurzelverpilzung, d. h. der mehr oder weniger guten Ausbildung des Myzelmantels um die Prokaulomzweige, von dem Gehalt des Bodens an organischen Stoffen. Es besteht also eine Beziehung einerseits zwischen der Gestalt des Prokauloms und der Art des Bodens, andererseits zwischen der Ausbildung der Mykorrhiza und der Bodenzusammensetzung. Ein Zusammenhang zwischen der Stärke der Verpilzung und der Gestalt des Prokauloms läßt sich daher folgendermaßen vermuten: In tieferen Bodenschichten, die arm an Humusstoffen sind, wird der Pilzsymbiont nur ungünstige Existenzbedingungen vorfinden, die Mykorrhiza ist deshalb hier nur schwach entwickelt und die Ernährung des Prokauloms durch den Pilz schlecht. Das Prokaulom hat daher das Bestreben, sich im Boden weit auszudehnen, um die notwendigen Nährstoffe zu erhalten. Umgekehrt bieten sich in humusreichen Bodenschichten dem Wurzelpilz ausgezeichnete Ernährungsbedingungen: Der Pilzmantel um die Prokaulomzweige ist sehr kräftig entwickelt und versorgt diese reichlich mit Nährstoffen. Es entwickelt sich ein typisches intensiv arbeitendes Prokaulom, ein dichtes reichverzweigtes „Knäuel“.

III. Über das angebliche Vorkommen unverpilzter Prokaulome.

Schon Kamienski erwähnt, daß möglicherweise eine mykorrhizenfreie Form des Fichtenspargels existiert: „Enfin il est possible, quoique le fait n'ait pas encore été constaté, que le *Monotropa* puisse vivre aussi sans le champignon“. Später hat vor allem Peklo behauptet, daß die Mykorrhizenbildung an

Exemplaren aus lehmigem Substrat gänzlich fehlen kann. Er kommt zu dem merkwürdigen Schluß, daß bei der humosen Form der Pilz zum Leben der Wirtspflanze notwendig ist, im humusarmen Boden dagegen die Pflanze imstande ist, sich selbständig zu ernähren. Die Arbeit Peklos gibt aber über diese angeblich mykorrhizenfreie Form keine weiteren Aufschlüsse. Auch Andres führt an, daß im lehmigen Substrat, also humusarmen Boden, völlig pilzfreie Exemplare der *M. h.* existieren. Dagegen hat Domin auch bei tief im Lehm Boden gelegenen Prokaulomen stets einen Pilzmantel festgestellt.

Die Klärung der Frage, ob *M. h.* tatsächlich unverpilzt vorkommen kann, war aber von größter Bedeutung. Wenn es sich nämlich bestätigen würde, daß der Fichtenspargel des Pilzes entbehren kann, so wäre dies der erste bekannte Fall, daß eine holosaprophytische, höhere Pflanze im natürlichen Substrat zu völlig selbständiger Ernährung fähig ist. Gegen eine solche Möglichkeit spricht zwar schon folgende Überlegung: Das Prokaulom wird am ehesten dort auf die Mithilfe des Pilzes verzichten können, wo ihm genügend organische Nährstoffe zur Verfügung stehen, d. h. also in humusreichen Böden. Gerade da ist aber die Mykorrhiza am kräftigsten entwickelt, während die pilzfreien Exemplare in den fast rein mineralischen, an organischen Stoffen sehr armen Bodenschichten vorkommen sollen. Wie es in diesen der Pflanze möglich sein soll, die zum Aufbau unentbehrlichen Kohlehydrate zu erhalten, und zwar in einer sehr kurzen Zeitspanne — *M. h.* besitzt ja keine Reservestofforgane und entwickelt sich trotzdem während der Hauptvegetationszeit (Juni, Juli) sehr rasch —, ist völlig unverständlich.

Ich untersuchte eine große Anzahl Prokaulome von den verschiedensten Standorten, besonders aus tieferen, humusarmen Bodenschichten auf ihre Verpilzung, konnte jedoch in keinem einzigen Fall ein pilzfreies Prokaulom auffinden. Zwar ist der Pilzmantel oft sehr dünn und fehlt bisweilen an den älteren, nicht mehr aufnahmefähigen Teilen der Prokaulomäste vollständig; doch zeigen die jüngsten Verzweigungen stets einen gut entwickelten Myzelmantel. Schon danach war es kaum zweifelhaft, daß der Fichtenspargel bei seiner Ernährung im Waldboden auf die Mithilfe des Pilzsymbionten angewiesen ist.

IV. Zytologische und mikrochemische Untersuchungen an der Mykorrhiza.

1. Allgemeines.

Das Prokaulom besitzt unter einer ausdauernden, kleinzelligen Epidermis eine gut abgegrenzte Exodermis. An älteren Prokaulomästen läßt sich nach einer Behandlung mit Javellescher Lauge eine schwache Verkokung der Exodermiszellwände mit Sudan III deutlich nachweisen.

Durchlaßzellen sind nicht vorhanden. Den anatomischen Bau des Rindengewebes und des Zentralzylinders fand ich übereinstimmend mit den Angaben Kamienskis, auf die ich deshalb hier verweise. Die Wurzelhaube ist sehr schwach ausgebildet und besteht aus zwei bis drei Zelllagen. Das gesamte Prokaulom ist völlig frei von Stärke¹⁾; dafür findet sich in den Zellen reichlich Zucker, vor allem Glukose.

Der Mykorrhizapilz überzieht das Prokaulom in Gestalt einer pseudo-parenchymatischen Scheide, die besonders kräftig an den jungen, lebhaft wachsenden Teilen entwickelt ist, während sie nach der Basis zu allmählich lockerer wird und abstirbt. In etwa 1 mm Entfernung von der Spitze der Prokaulomzweige schließen die Epidermiszellen meist nicht mehr aneinander. In die entstandenen Zwischenräume dringt der Pilz ein und bildet ein „Hartigsches Netz“, wie es auch von den ektotrophen Mykorrhizen der Waldbäume her bekannt ist. Der Mantel besteht im inneren Teil aus dichteren, im äußeren aus lose verbundenen, schnallenlosen Hyphen, welche einzeln oder zu Strängen vereinigt in den Boden auslaufen.

Im äußeren Teil des Mantels findet man häufig durch Gerbsäure dunkelbraun gefärbte Schichten toter Zellen, Überreste der Wurzelhaube, die auch schon Peklo und Christoph als solche erkannten.

2. Die Untersuchungsergebnisse der früheren Autoren.

Als erster hat Kamienski die Mykorrhiza des Fichtenspargels eingehend studiert. Er berichtet, daß der Pilz oft unter die „Cuticula“ dringt und diese dadurch von der Epidermis abhebt. Was er als Cuticula ansah, waren aber wohl Reste von Wurzelhaubenzellen. Das Eindringen des Pilzes in die Epidermiszellen hat er noch nicht beobachtet.

Über „Haustorien“ in der Epidermis der Monotropaceen, „Wurzeln“ berichtet zuerst Mc. Dougal. Seine Untersuchungen beziehen sich allerdings zunächst nur auf *Pterospora andromedea*. Kurz darauf prüften Mc. Dougal und Francis Lloyd andere Vertreter dieser Familie und konstatierten, daß bei allen Arten Hyphen in die Epidermiszellen eindringen. Dort werden bei *Pterospora* und *Sarcodes*, ähnlich wie bei den Orchideen, Hyphenknäuel gebildet und später nach der Verdauung Klumpen. Bei den amerikanischen Arten der Gattungen *Monotropa* und „*Hypopitys*“ finden sich dagegen nur kurze Haustorien, die mit feinkörnigem Inhalt angefüllte, terminale blasige Anschwellungen besitzen.

Alle folgenden Autoren, wie Peklo, Rexhausen, Christoph, bestätigen ausnahmslos das Eindringen der Pilzhypphen in die Epidermiszellen der „Wurzeln“. Peklo behauptet sogar, bisweilen mehrere Haustorien in einer Zelle beobachtet zu haben. Weiterhin führt er an, daß diese in ihrem unteren Teil von dicken Plasmamassen umhüllt seien, ohne auf diese merkwürdige Erscheinung einzugehen oder sie zu deuten.

1) Die Abwesenheit von Stärke ist charakteristisch für *M. h.*, dagegen keine allgemeine Eigenschaft der Monotropaceen. Oliver fand nämlich bei *Sarcodes sanguinea* Torr. die Wurzelrinde vom Zentralzylinder bis zur Epidermis mit Stärke erfüllt, und Mc. Dougal wies bei *Pterospora andromedea* Nutt. Stärke, die sich mit Jod zunächst rotbraun, dann blauschwarz färbt, in den Rindenzellen der Wurzelspitze nach.

Enthalten die Epidermiszellen Gerbstoffvakuolen, so dringen die Hyphen nach seinem Bericht gewöhnlich außerhalb der Vakuole in die Zelle vor, nur in seltenen Fällen wird jene durch die Hyphe in zwei Teile getrennt. Er erwähnt ferner, daß sich, allerdings nur ausnahmsweise, auch im Rindengewebe Pilzhypen vorfinden.

Christoph bemerkt, daß die Haustorialhyphen auch in die Gerbstoffvakuolen hineinwachsen, deren Wand sich anfangs einbiegt, aber schließlich durchbohrt und zerrissen wird. Er findet, daß die Haustorien sich oft zu Blasen entwickeln, daß es aber niemals zur Verzweigung oder zur Knäuelbildung kommt.

Sehr auseinandergehend sind die Meinungen der Autoren darüber, ob die „Wurzel“spitze vom Pilzmantel bedeckt wird oder frei bleibt. Während Oliver sie unverpilzt angibt, ist sie nach Mc. Dougal und Rexhausen stets von Myzel überzogen. Peklo findet, daß sie im allgemeinen pilzfrei ist, aber bisweilen auch von Pilzgeflecht bedeckt wird. Ebenso divergieren die Berichte über das Verhalten der Kerne in den infizierten Zellen und ihren Einfluß auf die Haustorialhyphen. Mc. Dougal und Lloyd führen lediglich an, daß der Kern nicht hyperchromatisch wird. Nach Peklo zeigen mit Parakarmin gefärbte Schnitte hellere Kerne in den infizierten Zellen als in der subepidermalen Schicht. Er hält es für möglich, daß ein Teil des Kerninhalts von den Hyphen aufgesaugt wird, hebt aber hervor, daß eine Degeneration des Kernes unter dem Einfluß der Hyphe nicht stattfindet. Weiterhin führt er an, daß der Kern der eindringenden Hyphe stets gegenüberliegt, und daß das Haustorium auf den Kern zuwandert. Nach Rexhausen trifft dies aber in vielen Fällen nicht zu; er beobachtete ebensooft ein Abwenden der Hyphe vom Kern und behauptet, daß eine Anschwellung des Haustoriums nur bisweilen beim Anlegen an den Kern eintritt. Dagegen fand er häufig Deformation und Degenerationserscheinungen des Kernes wie veränderte Färbbarkeit und Verschwinden des Nukleolus.

Die Ergebnisse der Untersuchungen über die zytologischen Verhältnisse der Mykorrhiza von *M. h.* sind also außerordentlich widersprechend, so daß ein neuerliches, eingehendes Studium derselben sehr wünschenswert war.

3. Eigene Untersuchungen.

Methodik.

Die Prokaulomzweige wurden im Herbst, also zu einer Zeit, wo der Pilzmantel gut entwickelt ist, dem Boden entnommen und sofort am Standort in Gilsonischer Lösung¹⁾ fixiert. Für bestimmte Zwecke fand das Fixiergemisch nach Flemming²⁾ und eine durch geringen Wassergehalt ausgezeichnete Fixierflüssigkeit (s. später) Verwendung. Zur mikrochemischen Untersuchung dienten Mikrotomschnitte von 3–15 μ Dicke, die teilweise nach Nemec³⁾ invers tingiert, zum anderen Teil mit Eisen-hämatoxylin-Safranin gefärbt waren. Für gewisse Untersuchungen wurden noch andere Färbungen bzw. Färbungsreaktionen angewandt. Einige Beobachtungen wurden an Handschnitten von frischem Material vorgenommen

1) 40%iger Alkohol 100,0; Eisessig 22,0; konz. Salpetersäure 2,0; Sublimat bis zur Sättigung.

2) Strasburger, Das Botanische Praktikum, Jena 1913, S. 69.

3) Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft, Bd. 24, 1906, S. 528.

Untersuchungsergebnisse.

Der Myzelmantel wies eine durchschnittliche Dicke von $65\ \mu$ auf, war von hellbrauner Farbe und ließ die Prokaulomzweigsitzen, soweit sie von der Wurzelhaube bedeckt waren, stets frei. Ebenso waren auch bei dem zu anderer Jahreszeit gesammelten Material die Spitzen der Prokaulomzweige unverpilzt.

Die Hyphen des Mantels sowie des Hartigschen Netzes sind $3,5\text{--}5,5\ \mu$ dick und zeigen regelmäßig Septierungen in Abständen von ca. $50\ \mu$. Das Zellumen ist verhältnismäßig groß, die Hyphenmembran ziemlich dünn. An den Septen weisen die Hyphen eine schwache, aber deutliche Einschnürung auf. An Handschnitten von frischem Material gelang es, Glykogen in den Hyphen des Mantels — wie schon von Rexhausen festgestellt — einwandfrei nachzuweisen (A. Meyers Glykogen-Jodreagens)¹⁾.

Mit Flemmingscher Lösung fixierte und mit Hämalalaun nach P. Mayer gefärbte Präparate lassen in den jüngsten Hyphen deutlich Kernpaare erkennen, während in den älteren die Kernzahl durch sekundäre Teilungen erhöht ist. Die Mykorrhiza von *M. h.* wird also durch ein Diplomyzel eines Basidiomyceten gebildet.

Mitunter zeigen die der Epidermis anliegenden Hyphen unregelmäßige Anschwellungen von appressorienartigem Aussehen. Einige der inneren Mantelhyphen dringen in die Epidermiszellen ein, und zwar fast stets durch die Außenwand derselben²⁾. Solche „Haustorien“ finden sich schon dicht unterhalb der Prokaulomzweigsitzen, wo die Kalyptra endet und der Myzelmantel beginnt. In der Nähe der Spitze sind oft fast alle Epidermiszellen infiziert.

Infizierte und pilzfreie Zellen besitzen stets gleiche Größe³⁾.

Gelegentlich zeigt die eindringende Hyphe außerhalb der Epidermiszelle an der Durchdringungsstelle eine Anschwellung, als wenn die Epidermiswand dem Durchbohren Widerstand entgegengesetzt⁴⁾.

Septen sind an den Haustorien nicht zu erkennen. Niemals wurden zwei oder mehr Haustorien in einer Zelle beobachtet. Innerhalb der Zelle nimmt die Hyphe im ersten Stadium der Infektion an Durchmesser

1) Mit Natriumazetat gesättigte Jodjodkaliumlösung.

2) Nur ganz ausnahmsweise war ein Durchbohren der radialen Wände durch Hyphen des Hartigschen Netzes zu beobachten.

3) Die Epidermiszellen an den Wurzelenden der Piroloideen reagieren dagegen auf die Pilzinfektion durch Hypertrophie (Christoph).

4) Da diese Erscheinung, die man bei vielen endotrophen Mykorrhizen regelmäßig beobachten kann, hier nur ausnahmsweise bemerkbar ist, scheint die Epidermis dem Eindringen des Pilzes im allgemeinen nur geringen Widerstand zu bieten.

etwas ab und ebenso die Dicke der Wand. Eine Bevorzugung der tannin-freien Zellen gegenüber den mit Gerbstoff erfüllten war nicht festzustellen. Die Hyphe wächst in gerader Richtung oder nur schwach gekrümmt durch die Zelle auf den Kern zu, der meist an der Innenwand gelegen ist. Liegt dem Haustorium eine Vakuole im Weg, so weicht die Hyphe nicht aus, sondern die Vakuolenwand wird zunächst eingebogen und schließlich die Vakuole geteilt.

Sehr bald nach der Infektion erscheint die Wand des Haustoriums durch eine Substanzauflagerung verdickt, die etwa die Hälfte seiner Oberfläche, den basalen Teil, einnimmt, während der terminale Teil frei aus dieser Scheide hervorragt. Ältere Haustorien sind von dieser Auflagerung völlig überzogen. An der Basis des Haustoriums geht die Scheide in die Membran der Epidermiszelle über; eine Abgrenzung ist nicht zu erkennen¹⁾.

Die Umscheidung der Haustorien ist wohl in erster Linie als eine Schutzmaßnahme der Pflanze gegen das Eindringen des Pilzes zu bewerten. Außerdem dürfte diese „Verbuchung“ den Zweck haben, die bei der Durchbohrung der Zellwand entstandene Öffnung zu verschließen.

Dem Nachweis der chemischen Natur der Haustorialscheiden dienten zwei Methoden:

1. Um den plasmatischen Zellinhalt zu entfernen und klare Bilder zu erhalten, wurden die Schnitte etwa 1 Stunde lang der Wirkung Javellescher Lauge ausgesetzt, wobei ein Abschwimmen der Schnitte vom Objektträger durch einen Zelloidinüberzug vermieden wurde. Nach dem Auswaschen der Javelleschen Lauge wurden die Schnitte mit Chlorzinkjodlösung behandelt.

Die Hyphen nahmen danach eine gelbliche Färbung an, während sich die Epidermiszellwände und ebenso die Haustorien — soweit die Wandauflagerung reichte — violett färbten.

2. Diese Methode gründet sich auf den van Wisselinghschen Chitinnachweis²⁾, der darauf beruht, daß das Chitin in Chitosan übergeführt wird.

Frisch gesammelte, gründlich gesäuberte Prokaulomzweige wurden in kleinen zugeschmolzenen ampullenartigen Glasgefäßen mit 60% iger

1) Ähnliche Beobachtungen wurden auch an den Haustorialhyphen anderer Mykorrhizen gemacht, z. B. von Kusano bei *Gastrodia javanica* und von Burgeff bei einigen anderen *Gastrodia*-Arten. Melin hat solche Hyphenumscheidungen bei der ekt-endotropen Mykorrhiza von *Betula* beim Durchdringen der Wände zwischen Palisadenzellen- und Verdauungsschicht gefunden.

2) Schneider-Zimmermann, A., Die Bot. Mikrotechnik, Jena 1922, S. 287.

Kalilauge ca. 20 Minuten lang im Ölbad auf 160° C erhitzt. Darauf erfolgte — nach dem Abkühlen — wiederholtes längeres Auswaschen der Objekte in 96%igem Alkohol und dann Einbetten derselben über Chloroform in Paraffin. Auf die davon hergestellten Mikrotomschnitte wurde Jodjodkaliumlösung und 1% ige Schwefelsäure gegeben.

Danach färbte sich das Chitosan, also die Hyphenmembran, deutlich rotviolett, während die Zellulose (die Epidermiszellwände) eine hellgelbe Färbung annahm.

Dieselbe Gelbfärbung zeigten die Haustorialscheiden, während der von Ablagerung freie Teil der Haustorien ebenso wie der Myzelmantel rötlich gefärbt war (Fig. 1). Erfolgte nach Ausführung dieser Reaktion Zugabe von 70%iger Schwefelsäure, so verschwand die Violettfärbung der Hyphen, dagegen änderte sich die hellgelbe Farbe der Epidermiszellwände und der Haustorialscheiden in tiefblau.

Eine weitere Bestätigung für die Annahme, daß die Infektionshyphen mit Zellulose umgeben werden, lieferte ein Tangentialschnitt, bei dem ein Haustorium samt der Scheide im Querschnitt getroffen war. An diesem Präparat ließen sich zwei konzentrische Ringe erkennen, von denen der äußere hellgelb (Zellulosescheide), der innere rötlich (Chitosan der Hyphenmembran) gefärbt war.

Die Haustorialscheiden bestehen also aus Zellulose.

Hat das Haustorium den Kern beinahe erreicht, so zeigt es stärkere Färbbarkeit mit Hämatoxylin, schwillt in seinem terminalen, von Zelluloseablagerung freien Teil blasig an (Fig. 2) und platzt schließlich an der Spitze, so daß der Hypheninhalt in die Wirtszelle austritt (Fig. 3). Die Hyphenspitze ist dann oft nicht mehr wahrzunehmen, sondern von dem feinkörnigen Ausfluß umhüllt. Da über einem solchen Plasmaaustritt aus den Haustorien des *Monotropapilzes* bisher von keinem Autor berichtet wurde, vermutete ich in dieser Erscheinung zunächst einen Fixierungsartefakt. Ich nahm an, daß das Platzen der Hyphen

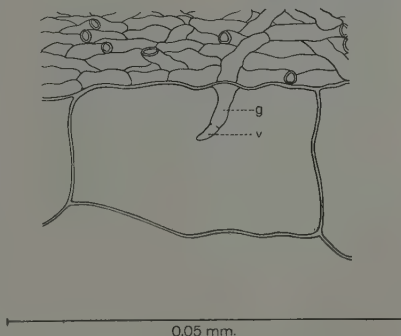


Fig. 1. Mit Zellulose umscheidetes Haustorium. Hyphenspitze noch frei von Zelluloseablagerung. Nach Überführung des Chitins in Chitosan Färbung mit Jodschwefelsäure: Hyphenspitze violettrosa (v), Zellulosescheide gelb (g) gefärbt. Mikrotomlängsschnitt eines Prokaulomzweiges, 7,5 μ Dicke.

durch das Fixiergemisch verursacht sei und verwandte für die weiteren Fixierungen eine Lösung, die durch Zusatz von Rohrzucker schwach hyper-tonisch gemacht war; die Schnitte ergaben jedoch die gleichen Bilder. Eine solche „Plasmoptyse“, wie Fischer diesen Vorgang für entsprechende Erscheinungen an Bakterien genannt hat, ist bei zahlreichen endotrophen Mykorrhizen beobachtet worden (Gallaud, Janse, Demeter, Kusano, Burgeff). Sehr gute Bilder ergab eine etwas abgeänderte Färbung nach Fischer¹⁾ mit Tannin-Kaliumdichromat-Methylenblau, wonach die stark gefärbten Plasmaausflüsse sich vom Wirtszellplasma verhältnismäßig gut abhoben.

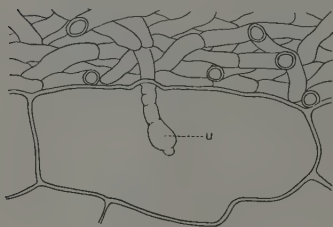


Fig. 2. Blasig angeschwollenes Haustorium bald nach der Infektion; noch frei von Zellulose. Nach Behandlung mit Javellescher Lauge und Färbung mit Chlorzinkjod: Haustorienwand ungefärbt (u); Mikrotomlängsschnitt, 7,5 μ Dicke.



Fig. 3. Haustorialhyphne während der Plasmoptyse, im basalen Teil von Zellulose umscheidet. Mikrotomlängsschnitt, 7,5 μ Dicke; Färbung: Tannin-Kaliumdichromat-Methylenblau.

Die Annahme, daß diese Hyphenausflüsse hauptsächlich aus Glykogen bestehen, war deshalb naheliegend, weil — wie schon erwähnt — die Hyphen des Pilzmantels sich als glykogenreich erwiesen hatten; keine der vorgenommenen Reaktionen auf Glykogen verlief jedoch einwandfrei positiv, auch nicht nach Fixierung der Objekte in Flemmingscher Lösung.

Ich hielt deshalb für möglich, daß während der Behandlung, welche die Präparate vom Fixieren bis zum Färben erfuhren, das Glykogen herausgewaschen sei. Für weitere Untersuchungen wurde deshalb eine Fixierflüssigkeit mit nur geringem Wassergehalt (Alkohol 80%ig 90,0,

1) Fischer, A., Zur Lokalisation des Glykogens im Zellinhalt. Bot. Ztg., LXIII. Jahrg. 1905, S. 106.

Sublimat 5,0, Eisessig 5,0) benutzt und ebenso für die folgenden Prozeduren nur sehr wasserarme Lösungen verwandt. Jedoch war auch in den nach dieser Weise behandelten Präparaten Glykogen nicht nachweisbar.

Wie bereits erwähnt, färbten sich die Hyphenausflüsse mit Jodjodkaliumlösung dunkelgelb und ließen demnach einen hohen Eiweißgehalt vermuten. Eine Nachprüfung mit Millons Reagens ergab eine schwache aber deutliche Gelbfärbung und bestätigte somit diese Annahme. Der Eiweißreichtum in den Epidermiszellen der „Wurzel“ ist auch Rexhausen aufgefallen, ohne daß er diese Erscheinung befriedigend zu deuten vermochte.

Der ausgeflossene Hypheninhalt besteht also neben Pilzplasma aus eiweißreichen Speicherstoffen. Trotz des negativen Ausfalls der Glykogenreaktion möchte ich doch annehmen, daß er auch Glykogen enthält. Man könnte sich vorstellen, daß die glykogenhaltigen Zellsaftvakuolen beim Plasmaaustritt aus der Hyphenspitze zerreißen, ihr Inhalt sich mit dem Pilzplasma mischt und deshalb das Glykogen dem Nachweis durch die üblichen Reagentien entzogen ist. Eine Stütze findet diese Annahme darin, daß der ausgeflossene Hypheninhalt eine gleichmäßige, feinkörnige Struktur zeigt, in der Vakuolen nicht zu erkennen sind.

Die Plasmoptyse erfolgt stets inmitten des Wirtsplasmas, ohne daß es dabei zu Ausfällungserscheinungen zwischen den beiden fremden Eiweißarten zu kommen scheint. Darauf werden der Pilzprotoplast und die Speicherstoffe vom Plasma der Wirtszelle allmählich „verdaut“. Sonderbarerweise scheinen bei diesem Prozeß keine Abfallstoffe in Form von Exkreten aufzutreten, mikroskopisch waren jedenfalls solche nicht wahrzunehmen. Es fehlen also die Ptyosomen oder „Sporangiolen“, die Gallaud, Janse u. a. in den Mykorrhizen beobachtet haben.

Ein etwas späteres Stadium läßt die Hyphenspitze, die durch die Plasmawolke verdeckt war, wieder deutlich erkennen, das Pilzplasma ist völlig in das Wirtszellplasma übergegangen. Die Zelle zeigt wieder ein ähnliches Bild wie bei Beginn der Infektion. Die blasige Anschwellung des Haustoriums ist infolge der Entspannung beim Platzen verschwunden, und die Hyphe hat wieder ihre normale Dicke angenommen. Jedoch hat sich das Aussehen des Haustoriums geändert: Die Zelluloseablagerung auf die Hyphe ist während und nach der Verdauung des Pilzplasmas fortgesetzt worden und bedeckt nun auch den terminalen Teil des Haustoriums (Fig. 4). Dieses erscheint jetzt wie eine zapfenartige Einstülpung der Epidermiswand. Neuinfektion wurde niemals beobachtet.

Am Zellkern sind während des ganzen Prozesses vom Eindringen der Hyphe in die Zelle bis zur völligen Umscheidung des Haustoriums mit Zellulose nach der Verdauung nur geringe Veränderungen wahrzunehmen. Er zeigt zwar eine schwache Hyperchromatie und Größen-

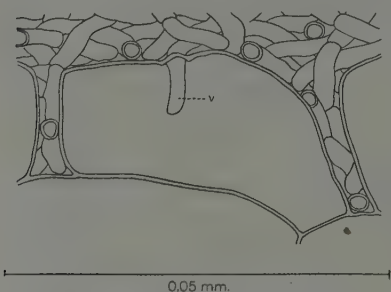


Fig. 4. Haustorium nach der Verdauung des Pilzplasmas, mit einer Zelluloseschicht völlig überzogen. Nach Behandlung mit Javellescher Lauge und Färbung mit Chlorzinkjod: Zelluloseschicht violett (v) gefärbt. Mikrotomlängsschnitt, 7,5 μ Dicke.

zunahme, aber keine Deformierung. Der Nukleolus läßt nur während der Verdauung eine geringe Vergrößerung erkennen. Die frischen Stadien der Infektion (Hyphenanschwellung und Plasmoptyse) finden sich dicht hinter der Wurzelhaube an den jüngsten Teilen des Prokauloms am zahlreichsten. Die Endstadien trifft man dagegen mehr nach der Basis zu.

Daß der Plasmoptysevorgang der Beobachtung bisher offenbar entgangen ist, findet möglicherweise eine Erklärung darin, daß

die Fixierung des Untersuchungsmaterials durch die früheren Autoren nicht sofort nach seiner Entnahme aus dem Boden vorgenommen wurde. Wenn die Prokaulome nämlich erst später fixiert werden, so finden sich in den Präparaten nur sehr wenig Plasmoptysestadien, da diese dann größtenteils durch Verdauungsstadien abgelöst sind.

V. Die Ernährung von *Monotropa hypopitys*.

Die meisten früheren Autoren sehen in diesem chlorophyllfreien Humusbewohner einen Scharotzer, der die notwendigen Nährstoffe direkt aus den Baumwurzeln, besonders der Kiefer und Buche, bezieht. Diese Ansicht ist verständlich, weil bei oberflächlicher Untersuchung die innige Verflechtung des Prokauloms mit den Wurzeln der Waldbäume parasitische Verbindungen vortäuscht. Doch waren auch schon einige ältere Autoren anderer Meinung und hielten *M. h.* für eine sich mittels ihrer Wurzeln selbständig ernährende, also saprophytische Pflanze. Nach Chatin parasitiert die junge Pflanze mittels Wurzelhaustorien auf Baumwurzeln. Die Basalpartie, durch welche die Pflanze mit ihrem Wirt zusammenhängt, stirbt später ab, und die erwachsene Pflanze ernährt sich ausschließlich aus dem Humus, ist also Saprophyt geworden. Drude (1873) gibt für die Var. *glabra* gerade umgekehrt an, daß die junge Pflanze saprophytisch, die vollentwickelte jedoch parasitisch lebe. Kamienski erklärt dagegen, daß parasitische Verbindungen niemals existieren und vermutet in den Angaben Drudes einen Beobachtungsfehler, der übrigens von diesem selbst später (1897) zugestanden wurde. Auch Mc. Dougal, ebenso wie sämtliche ihm folgenden Autoren, erklärten den Fichtenspargel für einen saprophytischen Humusbewohner; eine Auffassung über die heute kein Zweifel mehr besteht.

1. Das Verhältnis der höheren Pflanze zum Pilz.

a) Die Anschauungen der älteren und modernen Autoren.

Die Verpilzung der unterirdischen Organe beim Fichtenspargel ist schon frühzeitig festgestellt worden. Als erster berichtet Fries 1832, daß die „fungus roots“ der *M. h.* von einer „Tubercinia“ umgeben sind. Etwas später erwähnt Rylands bei *Monotropa* eine „byssoid substance“, ein Pilzgeflecht, das die Wurzel umgibt, für die Ökonomie des Fichtenspargels aber keine Bedeutung habe. Ebenso wiesen die folgenden Autoren, auch noch Drude, lediglich auf das Vorhandensein einer Wurzelverpilzung hin, ohne den Versuch zu machen, ihren Sinn zu erklären. Erst Kamienski hat das Verhältnis vom Pilz zur Pflanze studiert und deutet es als eine mutualistische Symbiose: „Non seulement ces deux organismes ne nuisent pas, mais tout au contraire, ils s'aident mutuellement“. Der Pilz liefert der Pflanze Nährstoffe, die durch Diffusion aus den Hyphen auf den höheren Symbionten übertragen werden, entzieht der Pflanze aber keine Stoffe, sondern benutzt die Wurzeln nur als ein bequemes Substrat, „base commode“. Mc. Dougal, der ja als erster bei *M. h.* Haustorien feststellte, ist der Ansicht, daß diese den Stoffaustausch zwischen Pflanze und Pilz vermitteln. Er hält sie für atrophierte Reproduktionsorgane („Sporangiolen“), vermittlel welcher der Pilz die aus dem Humus absorbierten Nährstoffe an die Pflanze weitergibt. Nach Peklos Ansicht ist für den Stoffaustausch der Pilzmantel wesentlich, der Lösungen von Humusstoffen aufsaugt, die von der Epidermis elektiv absorbiert werden. Dagegen glaubt er nicht, daß die Pilzhyphe in die Wurzeln aktiv Nährstoffe zuleiten, weil ihre „Beziehungen zu den Geweben der *Monotropa* sich als antagonistisch erweisen“. Die Hyphe des Réseau entnehmen auf osmotischem Wege gelöste Kohlehydrate und andere Stoffe aus den Epidermiszellen. Außerdem berauben die Haustorien diese Zellen der Nährstoffe, die dann in diese neu zuströmen. Neger nimmt an, daß *M. h.* durch Vermittlung ihres Wurzelpilzes fertig gebildete organische Substanz aus dem Humus auf rein osmotischem Wege bezieht, der Pilz dagegen der Wurzel Wasser und Kohlehydrate entnimmt. Rexhausen vermutet, daß der höheren Pflanze die Nährsalze wie bei den anderen ektotrophen Mykorrhizen direkt aus den Hyphen durch Diffusion übermittelt werden. Für den Stickstoff- und Kohlenstoffbedarf soll der Pilz durch Löslichmachung organischer Substanzen sorgen, die, soweit sie nicht vom Pilz selbst aufgenommen werden, von der Wurzeloberfläche direkt assimiliert werden können. Die letzte Arbeit über die Mykorrhiza des Fichtenspargels stammt von Christoph. Er ist der Ansicht, daß zunächst der Pilzmantel auf Kosten der Inhaltsstoffe entsteht, daß dann aber die weitausstrahlenden, weitlumigen Hyphen des Pilzmantels die Wurzelhaare ersetzen und die Nährlösungen des Bodens aufsaugen. Er erklärt aber nicht, ob und in welcher Weise die Pflanze vom Pilz noch organische Nährstoffe erhält.

b) Das Verhältnis der beiden Symbionten zueinander auf Grund eigener zytologischer und mikrochemischer Befunde.

Als Erklärung dafür, was den Pilz veranlaßt, die Prokaulome mit einem dichten Hyphengeflecht zu überziehen, ist wohl anzunehmen, daß er an deren Oberfläche besonders günstige Lebensbedingungen vorfindet. Nach Ansicht Melins (1925) werden solche durch die von

allen lebenden Organismen, besonders auch von den Wurzeln abgegebenen Phosphatide geschaffen, die eine starke Förderung des Wachstums, sowie der Enzyymbildung und des Stoffwechsels von Pilzmyzelien verursachen. Vielleicht üben auch, wie Czapek für möglich hält, noch andere Stoffe, wie saure Wurzelausscheidungen, einen günstigen Einfluß auf den Pilzsymbionten aus.

Möglicherweise entnimmt der Pilz mittels der Haustorien bei Beginn der Infektion den Epidermiszellen Zucker und Wasser. Einen besonderen Reiz auf die eindringende Hyphe scheint der Wirtszellkern auszuüben, da das Haustorium in gerader Richtung auf ihn zuwächst. Die Ansammlung von Nährstoffen im Haustorium und die blasige Auftreibung desselben dürfte ebenfalls die Folge einer vom Zellkern der Wirtspflanze ausgehenden Reizwirkung sein, da diese Erscheinung nur in unmittelbarer Nähe der Wirtszellkerne zu beobachten ist. Burgeff (1932) hält als Ursache der Stoffspeicherung in den Haustorien von Orchideensymbionten eine Verringerung der Konzentration des Zellsaftes durch Aufnahme von Stoffen seitens des Pilzes (häufige Bildung von Sklerotien und Fruchtkörpern in Kondenswasser) für möglich.

Für die Herkunft der Nährstoffe in den Haustorien ergeben sich zwei Möglichkeiten: entweder stammen sie aus der Wirtszelle, oder sie sind den Haustorien durch den Pilz von außen zugeführt worden. Nimmt man das erstere an, dann würde die Pflanze durch die Verdauung des Pilzplasmas und der Speicherstoffe lediglich die ihr durch die Haustorien entzogenen Substanzen wieder zurückerhalten, einen Nährstoffgewinn für den Wirt brächte die Verwertung des Haustorieninhalts dagegen nicht.

Wenn man trotzdem an eine Ernährung der Pflanze mittels des Wurzelpilzes glauben will, so müßten dem Prokaulom die Nährstoffe entweder auf osmotischem Wege aus den Hyphen des Mantels zugeführt werden, oder die Epidermiszellen müßten befähigt sein, die Humusstoffe des Bodens selbständig aufzunehmen nach ihrem Abbau zu löslichen Verbindungen durch die Enzyme des Pilzes.

Die letztere Annahme ist zuerst von Burgeff 1909 und später von Fuchs und Ziegenspeck für manche endotrophen Mykorrhizen ausgesprochen worden. Für die typisch ektotroph verpilzten Pflanzen kommt aber diese Art der Nährstoffaufnahme, wie auch Rexhausen (S. 40) bemerkt, kaum in Frage, weil bei dieser Mykorrhizaform der aufnahmefähige Teil der Wurzel bzw. des Prokauloms zu dem Boden nicht mehr in unmittelbarer Beziehung steht, sondern von diesem durch den Pilzmantel getrennt ist.

Einen Gewinn von Nährstoffen durch Diffusion aus dem Hyphenmantel halte ich dagegen für möglich, glaube aber nicht, daß sie von größerer Bedeutung für die Ernährung der Wirtspflanze ist.

Ich möchte deshalb annehmen, daß die aus den Haustorien austretenden Stoffe diesen durch die Hyphen des Mantels zugeleitet werden.

Als Ursache für das Aufplatzen der Haustorien könnte man rein physikalisch vermuten, daß der Druck in deren Innerem infolge Nährstoffspeicherung so groß wird, daß ihm die Membran nicht mehr standzuhalten vermag. Demeter glaubt, daß der Säuregehalt des Zellsaftes ausreiche, um Plasmoptyse hervorzurufen. Burgeff (1932) vermutet bei der Sprengung der Hyphenspitze in den Verdauungszellen der *Gastrodia*-Arten eine sekretorische Funktion des Kernes. Eine solche ist auch bei *M. h.* sehr wahrscheinlich, weil das Haustorium immer nahe dem Kerne platzt.

Da bei der Verdauung des Hypheninhalts keine Stoffwechselausscheidungen irgendwelcher Form zu bemerken sind, scheint dieser vollständig resorbiert zu werden.

Wenn größere Stoffumsätze in der Zelle stattfinden, dann lassen sich, wie vor allem Janse, Magnus und Shibata gezeigt haben, am Kern als Folge gesteigerter Tätigkeit Veränderungen wahrnehmen. Er wird hyperchromatisch, nimmt amöboide Gestalt an; bisweilen kommt es sogar zur Fragmentation. Je schwieriger die Verarbeitung der Nährstoffe ist, desto stärker sind im allgemeinen die Abweichungen vom normalen, ruhenden Kern. Bei *M. h.* zeigen sich nur sehr geringe Veränderungen, wodurch die Annahme, daß der Hypheninhalt leicht assimiliert werden kann, eine Stütze erhält.

Der Gerbstoff in der Epidermis stellt keinen Schutz gegen das Eindringen der Hyphen dar, weil auch die tanninführenden Zellen in gleicher Weise wie die gerbstofffreien infiziert werden. Die Infektion bleibt wohl deshalb auf die Epidermiszellen beschränkt, weil die Haustorien ihrem Schicksal, der Plasmoptyse, in ihnen nicht entgehen können.

c) Die Beziehungen zwischen dem Wachstum der Pflanze und der Nährstoffübertragung durch den Pilz.

Der Fichtenspargel zeigt während der Monate Juni und Juli besonders intensives Wachstum. Gewöhnlich durchbrechen die Sprosse Ende Juni den Erdboden und gelangen dann in wenigen Tagen zur Blüte. Während dieser Zeit müssen durch das Prokaulom — *M. h.* besitzt ja keine besonderen Reservestofforgane, wie beispielsweise

die Orchideen in ihren Knollen — gewaltige Nährstoffmengen aufgenommen werden.

Wenn der Fichtenspargel seine Nährsubstanzen größtenteils durch die „Ptyophagie“, wie Burgeff (1932) die Verdauung des Hypheninhalts bei der Plasmoptysenmykorrhiza nennt, erhält, dann muß während der Zeit des stärksten Wachstums der Pflanze das Prokaulom Plasmoptyse- und Verdauungsstadien besonders reichlich aufweisen. Das wurde an Mikrotomschnitten geprüft.

Methodik.

Zur Erzielung einwandfreier Resultate war die Verwendung gleichmäßig verpilzten Materials unbedingtes Erfordernis. Die zur Untersuchung bestimmten Prokaulome stammten deshalb alle vom gleichen, an *M. h.* sehr reichen Standort (Standort I) und aus derselben Bodentiefe.

Von April bis Dezember in monatlichen Abständen entnahm ich den Prokaulomen von je 2 Exemplaren 10 (je 5) junge Zweige, die sofort am Standort in Gilonischer Lösung fixiert wurden. An Median-Längsschnitten (7,5 μ Dicke, Färbung: Baumwollblau) wurden auf 1 mm Länge des Objekts die Anzahl der infizierten Zellen ermittelt, in denen eines der folgenden Stadien vorgefunden wurde: Anschwellung des Haustoriums, Plasmoptyse, Verdauung. Mit der Zählung begann ich in 0,5 mm Abstand von der Spitze der Prokaulomzweige. Die älteren Zellen, in denen die Haustorien mit Zellulose schon völlig umgeben sind, blieben unberücksichtigt. Die Haustorien erhalten sich nämlich in diesem Zustand ziemlich lange; ihre Funktion als Nährstofflieferanten kann aber schon lange eingestellt sein, und das Mitzählen solcher Stadien würde fehlerhafte Resultate zur Folge haben.

Ergebnisse.

Die Intensität der Stoffübertragung durch die Haustorien während der Monate April bis Dezember, jeweils in der Mitte des Monats bestimmt.

Anzahl der Haustorien (Schwellungs-, Plasmoptyse- und Verdauungsstadien):

April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember
0 ¹⁾	9,2	41,1	33,6	19,3	32,2	37,8	29,4	2,5

An dem Untersuchungstag im April waren noch keine Stadien vorhanden, die auf eine Stoffzuleitung durch die Haustorien hinwiesen. Der Boden war um diese Zeit noch gefroren und Wachstum und Stoffwechsel des Pilzes sistiert. Im Mai zeigte sich eine zwar deutliche, aber doch noch recht schwache Stoffübertragung, obwohl dem Fixierungstag schon warmes Frühjahrswetter vorausging. Der Juni brachte aber einen sehr hohen Wert. Für das Wachstum und den Stoffwechsel des Pilzes scheinen also in diesem Monat besonders günstige Bedingungen zu herrschen, wohl deshalb, weil vom Winter her noch reichlich Bodenfeuchtigkeit vorhanden ist und andererseits die Erwärmung des Bodens schon einen gewissen Grad erreicht hat. Feuchtigkeit und Wärme sind

1) Mittelwerte aus 10 Wurzeln.

aber gerade auf das Pilzwachstum sehr einflußreiche Faktoren. Auch im Juli ist die Zuleitung von Nährstoffen noch recht beträchtlich, während sie im August eine merkliche Abnahme erfährt. Im September ist dagegen wieder ein Anstieg wahrzunehmen, der im Oktober noch andauert und zu einem zweiten Maximum führt. Dann tritt aber im November wieder eine Abnahme der Nährstoffzuleitung ein; immerhin ist der Novemberwert, vielleicht durch das während der Beobachtungszeit milde Wetter bedingt, noch ziemlich hoch. Der rapide Abfall im Dezember weist darauf hin, daß die Tätigkeit des Pilzes um diese Zeit fast völlig ruht.

Das erste Maximum im Juni fällt zusammen mit dem auffallend starken Sproßwachstum in diesem Monat. Für das zweite Maximum im Oktober findet sich ebenfalls eine solche Beziehung. Gräbt man nämlich um diese Zeit Prokaulome aus, so sind an diesen die Sprosse für das folgende Jahr schon recht weit entwickelt; sie wachsen dann noch weiter bis zum Eintritt des Frostes. Die im Herbst in so großer Menge zugeführten Nährstoffe verwendet also die Pflanze offensichtlich zur Bildung der nächstjährigen Sprosse.

Es besteht demnach eine deutliche Beziehung zwischen der Übertragung von Nährmaterial durch die Pilzhaustorien und dem Wachstum der Sprosse des Fichtenspargels. Die Annahme, daß die Pflanze ihre Nährstoffe zum größten Teil vom Pilzsymbionten auf dem Wege über die Haustorien erhält, ist somit gerechtfertigt.

Während die meisten *Monotropaceen* ihre Blütezeit im Sommer besitzen, bilden die beiden nordamerikanischen Gattungen *Schweinitzia* und *Sarcodes* eine Ausnahme; erstere blüht im Dezember, letztere bald nach der Schneeschmelze.

Nimmt man an, daß bei diesen Pflanzen die gleiche unmittelbare Beziehung zwischen Sproßwachstum und Nährstoffzuleitung besteht, wie bei *M. h.*, so wäre daraus zu folgern, daß ihre Pilzsymbionten die stärkste Stoffwechseltätigkeit in den Wintermonaten entwickeln. Das ist aber ganz unwahrscheinlich. Sicher dienen diesen Pflanzen ihre — verglichen mit *M. h.* — viel dickeren Prokaulomzweige als Speicherorgane und sammeln sie das Nährmaterial schon in den vorhergehenden Sommer- oder Herbstmonaten.

2. Die Stickstoffaufnahme.

Stahl beobachtete, daß die mykotrophen Pflanzen, Insektivoren, Bakteriensymbionten und andere in der Regel eine auffallend geringe Aschenmenge aufweisen und vermutet, daß diese Pflanzen den notwendigen Stickstoff hauptsächlich in Form von Ammonsalzen und organischen N-Verbindungen erhalten. Ziegenspeck hat eine

größere Anzahl Pflanzen solcher besonderer Ernährungsart auf das Verhältnis von N-Gehalt zum Basengehalt hin untersucht.

Er fand ein deutliches Anschwellen des „Stickstoffüberschusses“ mit zunehmender Mykotrophie nicht nur bei den Orchideen, sondern auch bei vielen anderen Familien und bestätigte damit die Theorie Stahls. Diese hat später noch eine kräftige Stütze erhalten durch die Reinkulturergebnisse Melins (1925) von Kiefernpflanzen mit und ohne Mykorrhiza.

M. h. schien eine Ausnahme von dieser Regel zu sein. Hier fand Ziegenspeck sogar einen „Basenüberschuß“ von zirka 6%. Aus diesem Ergebnis konnte man schließen, daß der Fichtenspargel den notwendigen Stickstoff zum großen Teil in Form von Nitraten erhält. Das ist aber sehr unwahrscheinlich, weil die Voruntersuchung das völlige Fehlen von Nitraten in der Pflanze ergab, und weil die Standorte von *M. h.* meistens humusreiche Waldböden sind, in denen wegen ihrer sauren Reaktion Nitrate nur in ganz geringer Menge vorkommen. Dagegen war ein Überwiegen des „nicht als Nitrat aufgenommenen Stickstoffs“ schon deshalb zu erwarten, weil das Prokaulom durch die Verdauung des Hypheninhalts größere Mengen von organisch gebundenem N erhält. Dieser Widerspruch veranlaßte mich, das Ergebnis Ziegenspecks nachzuprüfen. Ich bediente mich dazu der von diesem Autor benutzten Methode, soweit diese aus den Angaben in seiner Veröffentlichung zu erkennen ist, schildere aber meine Arbeitsweise in allen Einzelheiten, um eine Kritik an ihr zu erleichtern.

Methodik:

Bestimmung des Stickstoffäquivalents.

Die Sproßteile bzw. Prokaulome wurden mit dest. Wasser gründlich gereinigt — letztere vom Myzelmantel möglichst befreit — im Trockenschrank bei 105° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und bis zur Weiterverarbeitung im Exsikkator aufbewahrt. Von der getrockneten Substanz wog ich etwa 20 mg¹⁾ ab und erhitze sie in den von Pregl zur Verbrennung empfohlenen Hartglaseprouvetten nach Zusatz von 1 ccm H₂SO₄²⁾ und je einer Messerspitze Kaliumsulfat³⁾ und Quecksilbersulfat⁴⁾ über kleiner Flamme, bis das ursprünglich dunkelbraune Gemisch eine hellgelbe Färbung angenommen hatte. Jetzt wurde das Erhitzen unterbrochen und nach dem Abkühlen des Kölbchens einige Tropfen Perhydrol⁵⁾ zugesetzt. Bei weiterem Erhitzen wurde die Lösung bald völlig farblos.

1) Sämtliche Wägungen wurden auf der analyt. Wage auf $\frac{1}{10}$ mg genau ausgeführt.

2) Schwefelsäure reinst, mit ca. 10% Phosphorsäureanhydrid, zur Stickstoffbestimmung nach Kjeldahl, „Merck“.

3) Kaliumsulfat, kristallisiert, pro analysi, „Merck“.

4) Quecksilberoxydsulfat D.A.V. 4, „Merck“.

5) Perhydrol, chemisch rein, zur Analyse, „Merck“.

Zur Destillation diente der Apparat von Parnas und Wagner, der als der zur Zeit leistungsfähigste Apparat für derartige Bestimmungen gilt (s. Pregl, S. 118). Selbstverständlich wurde derselbe vor der Verwendung peinlichst gereinigt. Als Vorlage diente ein Erlenmeyer-Kölbchen aus Jenaer Glas mit 10 ccm $\frac{1}{100}$ n Salzsäure¹⁾, ca. 50 ccm dest. Wasser und einigen Tropfen Methylrot.

War der Wasserdampfentwickler genügend heiß geworden, so fügte ich zur Untersuchungsflüssigkeit im Destillationskölbchen etwa 10 ccm Natronlauge²⁾, der 5% Thiosulfat³⁾ zugegeben war. Nachdem der Inhalt zum Sieden gekommen war, wurde die Destillation noch 5 Minuten lang fortgesetzt. Zur Titration benutzte ich eine in zwanzigstel Kubikzentimeter geteilte Bürette und titrierte mit $\frac{1}{100}$ n Kalilauge⁴⁾ bis zur bleibenden kanariengelben Färbung. Aus der verbrauchten Menge $\frac{1}{100}$ n HCl wurde der Stickstoffgehalt in der verarbeiteten Substanz berechnet.

Da der Stickstoffgehalt zu dem noch zu ermittelnden Basengehalt in Beziehung gesetzt werden sollte, mußte er auf Kalium umgerechnet werden. Dies geschah durch Multiplikation mit dem Quotienten $\frac{K}{N}$ ⁵⁾. Dieser Wert auf 100 bezogen, ist das Stickstoffäquivalent. Es errechnet sich demnach aus:

$$\frac{\text{verbr. ccm } \frac{1}{100} \text{ n HCl} \times (0,14^6) \times 100 \times 39,1}{\text{Trockengew. (in mg)} \times (14,008)} = \frac{\text{verbr. ccm } \frac{1}{100} \text{ n HCl}}{\text{Trockengew. (in mg)}} \times 39,078.$$

Bevor ich die eigentlichen Stickstoffbestimmungen vornahm, prüfte ich zunächst durch mehrere blinde Versuche die Reinheit, d. h. N-Freiheit, der notwendigen Chemikalien. Dabei ergab sich ein sehr schwacher, aber immerhin noch meßbarer N-Gehalt, der wahrscheinlich auf Spuren von Stickstoff in der Lauge zurückzuführen ist und bei den späteren Messungen in Abzug gebracht wurde. Durch Untersuchung einer Substanz von bekanntem, konstantem N-Gehalt (Harnstoff reinst „Merck“) überzeugte ich mich, daß diese Methode brauchbare Resultate lieferte.

Bestimmung des Basenäquivalents.

In einem bis zur Gewichtskonstanz ausgeglühten Platintiegel wurden etwa 100 mg getrocknete Sprosse, bzw. Prokaulome (genau gewogen), vorsichtig verascht und das Aschegewicht festgestellt. Darauf wurde die Asche mit einigen Tropfen reiner konzentrierter H_2SO_4 ⁷⁾ und Flußsäure⁸⁾ abgeraucht, wodurch sämtliche Salze, mit Ausnahme der Phosphate, in Sulfate übergeführt werden. Durch Multiplikation des Sulfatgewichts mit dem Quotienten $\frac{K_2}{K_2SO_4}$ ⁹⁾ erfuhr ich den Basengehalt in der ver-

1) $\frac{1}{100}$ n-Salzsäure D.A.B. 6, „Merck“.

2) Natronlauge „reinst“, ca. 31%ig, „Merck“.

3) Natriumthiosulfat pro analysi, „Merck“.

4) $\frac{1}{100}$ n-Kalilauge „Merck“.

5) $\frac{K}{N} = \frac{39,1}{14,008}$ (Atomgew. des K = 39,1; Atomgew. des N = 14,008).

6) 1 ccm $\frac{1}{100}$ n HCl = 0,14 mg N.

7) Acid. Sulfur. puriss. „Merck“.

8) Acid. fluvix puriss. „Merck“.

9) $\frac{K_2}{K_2SO_4} = \frac{78,2}{174,27}$.

arbeiteten Trockensubstanz, auf Kalium umgerechnet. Der Fehler, der durch die Gegenwart der Phosphate verursacht wird, ist sehr klein und wurde deshalb vernachlässigt. In Prozenten ausgedrückt ist der erhaltene Wert, das Basenäquivalent, also:

$$\frac{\text{Gew. d. Sulfate (in mg)} \times 78,2 \times 100}{\text{Trockengew. (in mg)} \times 174,27} = \frac{\text{Gew. d. Sulf. (in mg)}}{\text{Trockengew. (in mg)}} \times 44,873.$$

Ich nahm diese Untersuchungen von der Entwicklung der Sprosse an fortlaufend bis zur Fruchtbildung in etwa 5wöchentlichen Abständen vor, um auf diese Weise zu ermitteln, ob ein Wechsel im N-Gehalt oder in der Aufnahmeform des N während dieser Zeit eintritt.

Da es mir ferner nicht ausgeschlossen erschien, daß das Stickstoff-Basenverhältnis in den verschiedenen Teilen des Sprosses, z. B. in der Spitze oder in der Basis, ein anderes ist, wurden diese Teile getrennt untersucht.

Weiterhin prüfte ich Material von verschiedenen Standorten (Kiefernwald, Buchenwald, Kalkboden, Sandboden), um eventuell durch die Bodenzusammensetzung bedingte Differenzen feststellen zu können.

Ergebnisse.

Der Aschegehalt im Sproß ist, wie bei den heterotropen Pflanzen im allgemeinen, sehr niedrig. Als Mittelwert aus 56 Bestimmungen ergab sich eine Aschemenge von 5,40%. Ein merklicher Unterschied zwischen den verschiedenen Teilen des Sprosses war weder im Stickstoff-, noch im Aschegehalt erkennbar. Ebenso wenig war eine Änderung dieser Werte im Laufe der Entwicklung festzustellen. Auch hat die Bodenzusammensetzung keinen Einfluß auf den Stickstoffgehalt oder die Aschemenge der Pflanze. Sämtliche Untersuchungen der Sprosse ergaben einen hohen Stickstoffüberschuß (Differenz von Stickstoff- und Basenäquivalent), im Mittel 59,71% (aus 56 Bestimmungen), wobei die Abweichungen von diesem Wert nur ganz gering und damit bedeutungslos sind.

Ein sonderbares Resultat brachten die Untersuchungen der Prokaulomzweige. Hier fand sich ein unerwartet hoher Aschegehalt (im Mittel 12,32%); der N-Gehalt erwies sich dagegen als niedriger wie im Sproß, so daß sich sogar ein geringer Basenüberschuß errechnete. Ich glaube aber, daß das unwahrscheinlich hohe Aschegewicht durch Erdeteilchen, die trotz Säuberung an den Prokaulomzweigen haften geblieben sind, verursacht wird. In dieser Annahme wurde ich bestärkt, weil sich solche bei der mikroskopischen Prüfung nachweisen ließen. Ich möchte deshalb dem Aschebefund im Prokaulom keine besondere Bedeutung beimessen.

Die Sproßuntersuchungen ergaben aber — entgegen dem Resultat Ziegenspecks —, daß *M. h.* einen beträchtlichen Teil des notwendigen Stickstoffs nicht als Nitrat erhält; demnach wohl als Eiweißverbindungen

bei der Resorption des Inhalts der Pilzhypphen. Mit Ziegenspecks Werten für mykotrophe Gewächse verglichen, kommt *M. h.* *Neottia nidus avis* am nächsten, sowohl hinsichtlich der Größe des N- und Aschegehalts, als auch des N-Überschusses.

Die Untersuchungen, über die im vorstehenden Kapitel berichtet wurde, ergaben, daß hinsichtlich des Nährstoffaustausches das Verhältnis der beiden Symbionten zueinander sehr ungleich ist. Der Pilz erhält vom Wirt anscheinend keine nennenswerten Mengen von Nährmaterial. Man könnte demnach fast von einem Parasitismus des Fichtenspargels auf seinen Mykorrhizapilz sprechen. Trotzdem dürfen wir das Verhältnis als ein symbiotisches bezeichnen; der Pilz erfährt ja eine starke Wachstums- und Stoffwechselförderung in unmittelbarer Umgebung des Prokauloms und besitzt schon darin ein Äquivalent für seine Nährstofflieferung.

VI. Die Isolierung des Pilzsymbionten.

1. Die bisherigen Isolierungsversuche.

Symbiose-Pilze einwandfrei zu isolieren und in Reinkulturen zu erhalten, gelang zuerst Bernard (1903, 1905) an Wurzelpilzen verschiedener Orchideenarten. Burgeff (1909) bestätigte das Ergebnis Bernards und isolierte weiterhin zahlreiche Orchideensymbionten.

Ternetz und Rayner (1915) gelang die Isolierung von pyknidienbildenden Pilzen, die sie für *Phoma*-arten hielten, aus den *Ericaceen*.

Die genannten Wurzelpilze bilden endotrophe Mykorrhizen. Ihre Isolierung bietet keine allzu großen Schwierigkeiten, weil eine äußerliche Sterilisierung der Wurzeln möglich ist und damit eine Infektionsgefahr durch Ubiquisten der Wurzeloberfläche vermieden werden kann.

Bei ektotrophen Mykorrhizen ist dieses Verfahren aber kaum anwendbar. Hier stößt die Isolierung der Pilzsymbionten auf bedeutende Hindernisse. Das ist wohl auch der Grund dafür, daß bis heute noch verhältnismäßig wenig ektotrophe Mykorrhizenpilze in Reinkultur erhalten worden sind.

Als erstem gelang Melin (1924) die einwandfreie Isolierung solcher Pilze, die im Syntheseversuch wieder Mykorrhiza erzeugten.

Aali Bedr Chan hat aus der Buchenmykorrhiza eine *Rhizoctonia*-Art rein gezüchtet.

Über Versuche, den Pilzsymbionten von *Monotropa hypopitys* zu isolieren, berichtet Rexhausen. Es gelang ihm zwar, aus kleinen Prokaulomstückchen den Pilz zum Auswachsen zu veranlassen, aber nicht in Reinkultur zu erhalten, so daß seine Isolierungsversuche als mißlungen zu betrachten sind.

1921 isolierten Costantin und Dufour einen Pilz aus den Blüten von *M. h.*, den sie *Monotropomyces nigrescens* nennen. Die Autoren halten es für möglich, daß eine Verwandtschaft dieses Pilzes mit den bei *Ericaceen* gefundenen *Phoma*-Arten besteht. Sie äußern sich aber nicht darüber, ob der Pilz als Mykorrhizabildner von *M. h.* in Betracht kommen könnte.

2. Eigene Isolierungsversuche.

Methodik.

Zunächst versuchte ich auf folgende Weise den Pilz zu isolieren: Junge verpilzte Prokaulomzweige wurden durch Waschen in Wasser von gröberen Verunreinigungen befreit und dann nach der Methode Melins (1924) mit 0,1%iger Sublimatlösung behandelt, wobei eine verschieden lange Einwirkungsdauer dieser Lösung ausprobiert wurde. Darauf wusch ich die Mykorrhizen in sterilem Wasser aus, fertigte mittels eines durch Abflammen keimfrei gemachten Messers dünne Schnitte an und brachte diese auf Nährboden (s. Nährl.-Verz. Nr. 1) in sterile feuchte Kammern.

Der p_H -Wert des Nährsubstrats wurde durch Zusatz von Phosphorsäure auf 5 eingestellt, da bei diesem Wert, der ungefähr der Wasserstoffionenkonzentration in den Prokaulomzellen entspricht, das Wachstumsoptimum des Pilzes zu erwarten war. Außerdem hoffte ich, durch die saure Reaktion des Nährbodens das Bakterienwachstum hemmen zu können.

Nach etwa 2 Tagen zeigte sich an den meisten Schnitten derjenigen Mykorrhizen, die nur kurze Zeit (10–30 Sekunden) in der Sublimatlösung verweilt hatten, ein schwaches Auswachsen von Hyphen aus dem Pilzmantel. Infolge starken Wachstums der Infektionen, vor allem der Bakterien, wurden aber die Hyphen des Mykorrhizenpilzes sehr bald völlig überwuchert. Ein längerer Aufenthalt in der Sublimatlösung brachte keinen Vorteil, denn danach war an den Schnitten überhaupt kein Wachstum zu beobachten. Andere antiseptische Flüssigkeiten, wie Chlorkalklösung, Wasserstoffsuperoxydlösung erwiesen sich als ebenso ungeeignet. Ich verzichtete deshalb auf die Sterilisierung durch Antiseptika und versuchte die Entfernung der Fremdinfektionen auf mechanischem Wege durch wiederholtes Waschen der Mykorrhizenteilen in sterilem Wasser zu erreichen.

Nach zahlreichen Versuchen gelang es mir, durch Zusatz einer bestimmten Menge von Quecksilberoxycyanid zum Nährboden, der von Boas zur Unterdrückung des Bakterienwachstums empfohlen wird, die Bakterienbildung, die trotz der sauren Reaktion des Substrates immer wieder reichlich auftrat, fast völlig zu unterbinden, ohne das Pilzwachstum zu schädigen.

Von der Erwägung ausgehend, daß der Pilz ein „Zuckerspezialist“ ist, weil er in die zuckerreichen Prokaulome Haustorien entsendet, ersetzte ich im Nährboden die Stärke durch Glukose. Danach konnte ich ein bedeutend kräftigeres Auswachsen der Hyphen feststellen.

Vollkommen reine Kulturen erhielt ich zum ersten Male, als ich für die Isolierungsversuche Material aus Sandboden verwandte, während die bisher verarbeiteten Mykorrhizen aus lehmigem Substrat stammten. Die Prokaulomzweige aus dem Sandboden ließen sich nämlich durch Waschen sehr gut reinigen und damit auch die Infektionskeime leicht entfernen.

Nach diesem Erfolg versuchte ich, auch von den Mykorrhizen der anderen Standorte infektionsfreie Kulturen zu erhalten, was nach zahlreichen Versuchen endlich gelang.

Das im folgenden beschriebene Verfahren bewährte sich bei der Isolierung am besten: Gut verpilztes, dem Boden frisch entnommenes Material wurde mit Wasser kräftig abgespült und gewaschen und mittels eines Borstenpinsels der äußere Pilzmantel entfernt. Dann fertigte ich dünne Tangentialschnitte an, bestehend aus Teilen des inneren Pilzmantels und einigen Zellschichten der Rinde der Prokaulomäste. Diese

Schnitte wurden in sterilem Wasser, das mehrfach gewechselt wurde, von den anhaftenden Keimen so gut wie möglich befreit und unter dem Präpariermikroskop mit sterilen Nadeln in winzige Teile zerzupft. Der Entfernung der letzten Verunreinigungen diente ein nochmaliges Waschen der kleinsten Teilchen in sterilem Wasser. Sodann brachte ich auf die Deckgläser steriler feuchter Kammern je einen Tropfen Nähragar (s. Nährb.-Verz. Nr. 2) und auf diesen ca. 25 der in der beschriebenen Weise gereinigten Mykorrhizenteilchen, so daß ich bei einer größeren Zahl solcher Kammern sehr viele Kulturen gleichzeitig anlegen konnte. Diejenigen Stückchen, die bis zum 6. Tage noch keine Fremdinfection erkennen ließen, aber kräftiges Wachstum des Pilzes zeigten, wurden auf 3%igen Malzextraktagar übergeimpft, und zwar zunächst ebenfalls in feuchte Kammern, wobei aber jetzt in jede Kammer nur eine einzige Kultur übertragen wurde. Nachdem auch diese Kulturen 6 Tage lang völlig rein blieben, konnte ich ihre Infektionsfreiheit als sicher annehmen und stellte durch Überimpfen in Reagenzgläser (auf 3%igen Malzextraktagar) Stammkulturen her.

Ergebnisse.

Das Auswachsen der Hyphen beginnt regelmäßig nach 2 Tagen, während die Infektionen meistens erst am 3. Tag erscheinen. Zunächst wachsen die Hyphen in gerader Richtung und bleiben unverzweigt; etwa am 4. Tage beginnt die Verzweigung. Der Vorteil der Kultur in feuchten Kammern besteht darin, daß man das Auswachsen der Hyphen aus dem Pilzmantel genau verfolgen kann. Fremdinfection läßt sich als solche sofort erkennen. Während nämlich die auswachsenden Hyphen des Pilzsymbionten gleichzeitig an sehr vielen Punkten der Peripherie des aufgeimpften Teilchens auftreten, geht das Wachstum der Infektionen strahlenförmig von einem Punkte aus. Meistens wachsen ihre Hyphen auch weniger gerade und sind reichlicher verzweigt. Als Verunreinigungen traten am häufigsten *Penicillium*-, *Citromyces*- und *Mucor*arten auf. Etwa 1 % aller Isolierungskulturen blieben infektionsfrei.

Es gelang von allen fünf, für die Untersuchungen ausgewählten Standorten (I—V) den Pilzsymbionten von *M. h.* zu isolieren. Auch die schwach verpilzten Prokaulome sind für Isolierungszwecke geeignet. Es scheint sogar, daß die mit einem dünnen Pilzmantel versehenen Prokaulome bessere Resultate ergeben; denn ich erhielt von solchen einen größeren Prozentsatz reiner Kulturen, wohl deshalb, weil sich aus einem dickeren Pilzmantel die Infektionskeime durch Waschen schwieriger entfernen lassen.

Die Anzahl der auswachsenden Kulturen war verhältnismäßig am größten im Oktober, Mai und Juni, also zu einer Zeit, wo der Pilz besonders rege Stoffwechseltätigkeit erkennen läßt. Dagegen war die Anzahl der infektionsfreien Kulturen am größten im Spätherbst (November). Auffallend ist die große Anzahl reiner Kulturen aus Sandboden.

VII. Der Pilz in der Reinkultur.

Die von den verschiedenen Standorten und zu verschiedenen Zeiten gewonnenen Stammkulturen des Pilzes wurden stets getrennt gehalten. Infolgedessen hatte ich die Möglichkeit zu prüfen, ob eventuell morphologische oder physiologische Unterschiede bestehen zwischen den aus verschiedenen Bodenarten isolierten Pilzen und zwischen den Symbionten der Varietäten *hirsuta* und *glabra*.

1. Morphologie.

Sämtliche, den verschiedenen Isolierungen entstammende Pilze zeigten in der Reinkultur unter gleichen

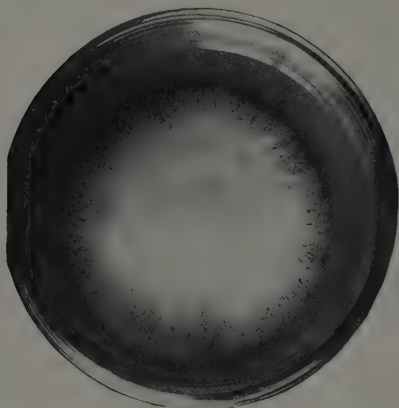


Fig. 5. 30 Tage alte Kultur des Pilzes in einer Petrischale auf 3%igem Malzextraktagar. ($\frac{1}{3}$ nat. Größe.)

Bedingungen morphologisch völlige Übereinstimmung. Schon daraus möchte ich den Schluß ziehen, daß — im Gegensatz zu den ektotrophen Mykorrhizen der Waldbäume (siehe Melin 1925) — nur eine einzige Pilzart als Symbiont von *M. h.* in Betracht kommt, und daß eine Neigung zur Bildung morphologisch verschiedener Varianten bei diesem Pilz nicht besteht. Andererseits war die Tatsache, daß ich immer wieder den gleichen Pilz bekam, eine Bestätigung für die Richtigkeit der Isolierung.

Die Kulturen auf 3%igem Malzextraktagar in Petrischalen zeigen folgendes Bild: Von der Impfstelle wachsen Hyphen strahlenförmig nach allen Seiten aus, so daß ein kreisförmiger Thallus entsteht. Gleichzeitig entwickelt der Pilz ein kräftiges Luftmyzel von anfangs rein weißer, in älteren Kulturen bräunlicher Farbe, das eine Höhe von ca. 15 mm erreicht. Das Wachstum ist dicht, verläuft aber verhältnismäßig langsam. Erst nach etwa 30 Tagen hat die Kultur einen Durchmesser von ca. 60 mm erreicht (s. Fig. 5). Auf Böden geringerer Konzentration ist die Wachstumsgeschwindigkeit zwar größer, die Wachs-

tumsdichte dagegen eine bedeutend geringere. Auch zeigt das Luftmyzel auf den nährstoffärmeren Substraten eine viel schwächere Entwicklung. Bei der Kultur in Nährlösungen bildet der Pilz zunächst ein submerses Myzel von kugeliger Gestalt. Erst wenn durch weiteres Wachstum die Flüssigkeitsoberfläche erreicht ist, wird ein kräftiges Luftmyzel in Form einer dichten, dicken Myzeldecke entwickelt.

In ziemlich regelmäßigen Abständen werden nach monopodiale Typus Seitenzweige gebildet.

Häufig finden sich, vor allem leiterförmige, Anastomosen. Fusionen treten schon bei Isolierungskulturen an jungen auswachsenden, noch unverzweigten Hyphen auf. Sie entstehen oft derart, daß eine Hyphen-
spitze sich krümmt, auf eine benachbarte Hyphe zuwächst und mit dieser fusioniert (Fig. 7).

Die Hyphen sind gewöhnlich 3–5 μ dick und regelmäßig in Abständen von ca. 50 μ septiert. An den Querwänden besitzen sie ebenso eine Einschnürung wie die Hyphen des Prokaulommantels. Bei besonderer Ernährung erreichen sie einen größeren Durchmesser (bis ca. 9 μ) und zeigen oft interkalare, blasige Anschwellungen bis zu 20 μ Durchmesser. Konidien traten niemals auf, Schnallen fehlten stets.

Dem Studium der Kernverhältnisse dienten die von Kniep und Hüttig angewandten Methoden mit einigen Abänderungen. Die

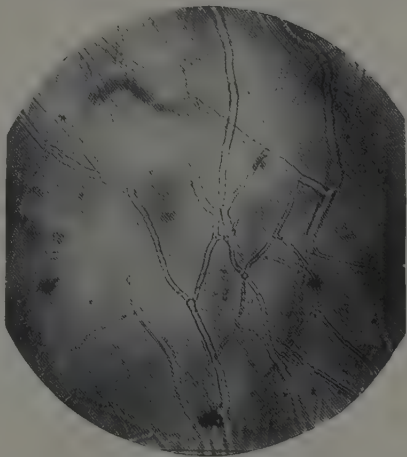


Fig. 6. Kultur auf 3%igem Malzextraktagar, Anastomosenbildung zeigend (Vergr. 500fach).

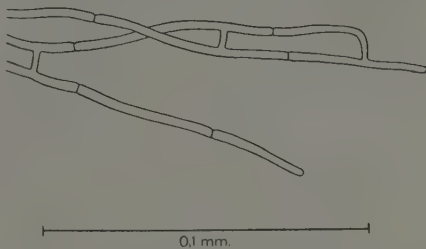


Fig. 7. Fusionsbildung bei jungen, auswachsenden Hyphen einer 4 Tage alten Isolierungskultur des Symbionten von *Mon. hypopitys*.

Untersuchung ergab, daß das Myzel von Paarkernhyphen gebildet wird, also diploid ist (Fig. 8).

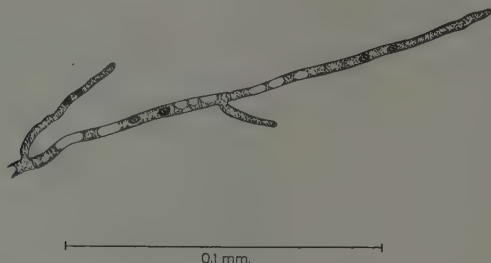
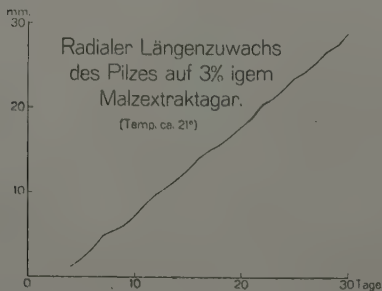


Fig. 8. Paarkernhyphen des Mykorrhizapilzes von *Mon. hypopitys* L. Färbung: Hämalalaun-Rubin S.; Obj. $\frac{1}{18}$ Ölimmersion.

2. Physiologie.

Nährbödenverzeichnis.

1. KH_2PO_4 0,25¹⁾; K_2HPO_4 0,25; MgSO_4 0,25; FeSO_4 0,02; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 1,00; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0,25; Kartoffelstärke 5,00; Agar²⁾ 15,00; Regenwasser 1000,00.
2. KH_2PO_4 0,25; K_2HPO_4 0,25; MgSO_4 0,25; FeSO_4 0,02; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 1,00; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0,25; Quecksilberoxycyanid 0,05; Glukose 5,00; Agar 15,00; Regenwasser 1000,00.
3. KH_2PO_4 0,25; K_2HPO_4 0,25; MgSO_4 0,25; FeSO_4 0,02; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 1,00; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0,25; Regenwasser 1000,00.
4. KH_2PO_4 0,25; K_2HPO_4 0,25; MgSO_4 0,25; FeSO_4 0,02; CaCl_2 0,10; Glukose 20,00; Regenwasser 1000,00.
5. Kal. biphosphor. cr. nach Sørensen „Merck“ 0,25; Natr. phosphor. cr. nach Sørensen „Merck“ 0,25; Magn. sulfur. pr. anal. „Merck“ 0,25; Ferr. oxydul. cr. pr. anal. „Merck“ 0,02; Glukose puriss. „Merck“ 20,00; Aq. bidest. 1000,00.
6. KH_2PO_4 0,25; K_2HPO_4 0,25; MgSO_4 0,25; FeSO_4 0,02; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 1,00; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 0,25; Glukose 10,00; Lävulose 10,00; Agar 15,00; Regenwasser 1000,00.
7. Wie 6, aber an Stelle von Glukose und Lävulose Kartoffelstärke 10,00.
8. Wie 6, aber ohne Agar.



Diagr. 1.

a) Allgemeine Bemerkungen über das Wachstum des Pilzes.

Wachstumsmessungen ergaben, daß der Pilz während der Versuchszeit (30 Tage) ziemlich gleichmäßig wuchs

1) Substanzmengen in Gramm.

2) Für die Herstellung der Nährböden fand nur gut ausgewaschener Agar Verwendung.

(s. Diagramm 1). Kleine Unregelmäßigkeiten im Zuwachs dürften durch Temperaturschwankungen bedingt sein. Auf allen nährstoffreichen Böden, auch auf 3%igem Malzextrakt, zeigt der Pilz Ausscheidung eines gelbbraunen Farbstoffes, der in den Agar um das Myzel oder in die Nährlösung diffundiert. Das Myzel besitzt einen intensiven, an *Boletus*-Fruchtkörper erinnernden Geruch.

b) Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf das Wachstum.

Vorversuche mit gepufferten Nährlösungen zeigten unbefriedigende Ergebnisse. Ich verzichtete deshalb auf die Anwendung gepufferter Lösungen und benutzte als Nährsubstrat eine 3%ige Malzextraktlösung, die nach dem Sterilisieren (an 2 aufeinanderfolgenden Tagen je $\frac{1}{2}$ Stunde lang bei Atmosphärendruck) durch Zusatz steriler Phosphorsäurelösung, bzw. Kalilauge auf den gewünschten p_H -Wert eingestellt wurde. Hierbei hatte ich auch noch die Möglichkeit, die Veränderung der Wasserstoffionenkonzentration unter dem Einfluß des Pilzes zu studieren. Außerdem gewährte diese Nährlösung dem Pilz ein ausreichendes Wachstum. Untersucht wurden die p_H -Zahlen von 2–8,5 im Abstand von 0,5 p_H -Graden. Die Bestimmung der p_H -Werte erfolgte — da die Lösungen gefärbt waren — mittels des Doppelkeilkolorimeter nach Bjerrum-Arrhenius. Für jeden dieser p_H -Werte wurden vier Erlenmeyerkolben (Jenaer Glas, 200 ccm) mit 100 g Nährlösung angesetzt, und zwar drei beimpft und zur Kontrolle einer unbeimpft. Letzterer diente für „blinde“ Bestimmungen. Das Impfmateriel für jede der drei Versuchsreihen wurde verschiedenen Pilzstämmen¹⁾ entnommen. Zur Ermittlung des Gewichts hob ich das Myzel mittels eines Kupferdrahtes aus der Lösung, ließ es eine Zeitlang abtropfen und brachte es dann auf ein ca. 25 cm² großes Stück Filtrierpapier, das im Trockenschrank bei 105° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und gewogen worden war. Das Filtrierpapier samt dem noch feuchten Myzel wurde nun in der gleichen Weise getrocknet und das Gewicht festgestellt. Dabei war es unvermeidlich, daß kleine Mengen von Nährlösung am Pilz haften blieben und dadurch das Myzelgewicht scheinbar erhöht wurde. Aber dieser Fehler war unbedeutend, weil die Menge der anhaftenden Lösung proportional der Myzelmenge und somit der Fehler in allen Fällen gleich groß war. Bei der Auswertung der Trockensubstanzzahlen wurde der p_H -Wert der Lösung zu Anfang des Versuchs zugrunde gelegt. Die Versuchsdauer betrug 30 Tage, die Durchschnittstemperatur bei Dunkelkultur 19,5° C.

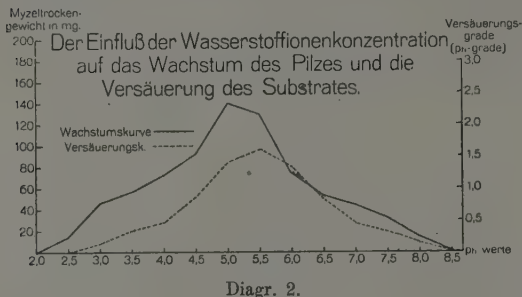
Ergebnisse.

Die Höhe der Trockensubstanzwerte zeigt Diagramm 2. Bei dem untersten p_H -Wert (2,0) ist das Trockengewicht so gering (0,33 mg²⁾), daß es in die Fehlergrenze fällt und damit praktisch bedeutungslos ist. Aber bereits bei p_H 2,5 erreicht es 13,3 mg. Zwischen p_H 2,0 und 2,5 dürfte demnach die untere Wachstumsgrenze liegen.

1) Auch bei allen folgenden physiologischen Untersuchungen wurden stets Parallelversuche mit verschiedenen Stämmen vorgenommen.

2) Mittelwert aus drei Bestimmungen.

Mit steigenden p_H -Zahlen nimmt das Wachstum rasch zu, erreicht bei p_H -5 mit 139 mg ein deutliches Optimum, sinkt dann wieder allmählich ab, um bei ca. p_H -8,5 (0,37 mg) seine obere Grenze zu finden.



Auffallend ist die durch das Pilzwachstum hervorgerufene hohe Versäuerung des Substrates (siehe Diagramm 2). Sie erreicht ihr Maximum bei p_H -5,5 und beträgt hier etwa 1,5 p_H -Grade. Von da ab nehmen die Versäuerungswerte nach

beiden Seiten wesentlich ab. Die stärkste Versäuerung fällt ungefähr mit dem Optimum des Wachstums zusammen.

Der Versuch lehrt fernerhin, daß die Wachstumsbreite des Pilzes sehr groß ist, wodurch seine weite Verbreitung und sein Vorkommen in so verschiedenen Bodenarten eine Erklärung findet. Andererseits wird durch die Tatsache, daß der Pilz bei p_H -5 am besten gedeiht, die gute Entwicklung der Mykorrhiza in schwachsauren Böden erklärt.

c) Das Verhalten der Pilze zu verschiedenen Kohlenstoffquellen.

Da bei *M. h.* der Pilzsymbiont der höheren Pflanze den Kohlenstoff übermittelt, so waren aus den Untersuchungen über das Verhältnis des Pilzes zu verschiedenen Kohlenstoffquellen interessante Ergebnisse zu erwarten.

Methodik.

Zur Kultur des Pilzes dienten 100 ccm fassende Erlenmeyerkolben (Jenaer Glas) mit je 50 g mineralischer Nährlösung (s. Nährbödenverzeichnis Nr. 3), der als C-Quelle soviel einer C-Verbindung zugesetzt wurde, daß der Gehalt in jeder Nährlösung 0,5% betrug. Nach zweimaligem Sterilisieren (bei Atmosphärendruck an 2 aufeinanderfolgenden Tagen je $\frac{1}{2}$ Stunde lang) wurden die Lösungen durch Zusatz steriler Phosphorsäurelösung bzw. Kalilauge auf p_H -5 eingestellt. Die Ermittlung der p_H -Werte geschah durch Vergleich mit Standardlösungen¹⁾. Zur Bestimmung der p_H -Zahlen der dunkelgefärbten Tannin- und Huminsäurelösungen benutzte ich die von Rossée und Morgenstern empfohlene Tüpfelmethode.

1) Hergestellt aus Puffertabletten. Lieferant: Vereinigte Fabriken für Laboratoriumsbedarf.

Versuchsdauer 30 Tage; Dunkelkultur, Temperatur annähernd konstant 21° C. Als Maßstab für die Güte des Wachstums diente wiederum die Höhe des Myzelrockengewichts.

Ergebnisse.

Die Parallelversuche mit verschiedenen Stämmen lieferten gut übereinstimmende Werte.

Kohlehydrate.

Monosaccharide.

Auf Dextrose (Sacch. amyl. pur. „Merck“) (60,5)¹) und Lävulose („Schering“) (62,5) zeigte der Pilz den kräftigsten Zuwachs. Galaktose (puriss. „Schuchardt“) (8,0) erwies sich als schlechte C-Quelle.

Disaccharide.

Ein recht gutes Wachstum gewährte Maltose (cryst. „Merck“) (19,5), auf Saccharose (aus Rohrzucker, „Kahlbaum“) (9,5) ist es schlecht, während Laktose („Schuchardt“) (5,5) sich als fast wertlos erwies.

Polysaccharide.

Kartoffelstärke (Herkunft unbekannt) (8,0) gab nur einen recht schwachen Zuwachs. Auf Dextrin (D. pur. Ph. G. I. „Merck“) (41,0) entwickelte sich der Pilz recht gut, ebenso auf Glykogen (nicht N-frei „Schuchardt“) (45,0), während auf Zellulose (Filtr.-Papier f. quant. Best. „Schleicher & Schüll.“) (0,7) kein Wachstum beobachtet wurde; der Wert fällt noch in die Fehlergrenze und ist damit praktisch gleich null.

Alkohole.

Von Alkoholen wurde nur Mannit (D.A.B. IV „Merck“) (42,5) geprüft, mit dem der Pilz recht gut gedieh.

Fettsäuren.

Die untersuchten Fettsäuren (Kalziumsalz der Ameisensäure, aus Acid. form. „Merck“) (0,9) und Oxsäuren [Kalziumsalz der Apfelsäure, aus Acid. malic. „Kahlbaum“ (0,75); Kalziumsalz der Weinsäure, aus Acid. tart. „Gehe“ (0,6); Natriumsalz der Zitronensäure (Natr. citr. neutr. „Merck“) (0,75)] waren völlig wertlos.

Verschiedene andere Säuren.

Huminsäure (Kaliumhumat, aus Acid. huminic. „Merck“) (28,0) ist eine gute Kohlenstoffquelle, Nukleinsäure (Acid. nucl. aus Hefe „Merck“) (7,0) eine schlechte. Tannin (Acid. tannic. pur. „Merck“) (0,8) war völlig wertlos. Von aromatischen Säuren wurde nur Benzoësäure (Na-Salz, Natr. benz. D.A.B. VI „Merck“) (0,65) geprüft, auf der der Pilz nicht zu wachsen vermochte.

Glykoside.

Amygdalin (Ph. Ross. VI „Merck“) (7,0) und Aesculin „Merck“ (7,5) waren als C-Quellen schlecht geeignet; doch deutet ihre Verwertbarkeit auf das Vorhandensein glykosidspaltender Fermente hin.

Fette.

Tripalmitin (Herkunft unbekannt) (0,65) war völlig wertlos.

Amide.

Auf Harnstoff („Kahlbaum“) (0,9) und Asparagin („Merck“) (0,65) unterblieb das Wachstum gänzlich.

1) Myzel-Trockengewicht in Milligramm (Mittelwert aus zwei Parallelversuchen).

Bemerkenswert ist an diesen Ergebnissen vor allem, daß auf Zellulose kein Wachstum festzustellen war. Der Pilz kann demnach diese, im natürlichen Substrat so reichlich vorhandene C-Verbindung nicht verwerten und ist dort auf andere Verbindungen angewiesen, vielleicht zum Teil auf Huminsäure, die ihm ein recht gutes Wachstum ermöglicht.

d) Das Verhalten zu verschiedenen Stickstoffquellen.

Die Untersuchungen darüber wurden nach dem gleichen Prinzip ausgeführt wie die über die C-Ernährung. Als Nährmedium diente eine Lösung (s. Nährbödenverzeichnis Nr. 4), welcher 0,05% N in verschiedenen Verbindungen zugesetzt wurde.

Ergebnisse.

Die Parallelversuchsreihen lieferten bei diesem Versuch ebenfalls gut übereinstimmende Resultate.

Ammonsalze.

Ammonsulfat (A. puriss. „Merck“) (75,0) ist eine sehr gute N-Quelle, ebenso wohl auch andere anorganische Ammoniumverbindungen. Als Ammonsalt einer organischen Verbindung ermöglichte Ammoniumzitrat (A. sek. „Merck“) (73,0) eine ausgezeichnete Ernährung.

Nitrate.

Auf Nitraten verwandt wurde $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ (cryst. „De Haens“) (43,0) — scheint der Pilz gut zu gedeihen, jedoch ist der Zuwachs bei weitem nicht so stark, wie auf Ammoniumsulfat.

Amide.

Harnstoff (H. „Kahlbaum“) (43,5) erwies sich als eine gute N-Quelle. Dabei wird Ammoniak gebildet, was die Gegenwart von Urease anzeigt. Guanidin (Guan.-Chlorhydrat „Hoffmann-La Roche“) (9,6), das als Tertiärsprodukt von Nukleinsäure im Humus vorkommen dürfte, war völlig unbrauchbar.

Aminosäuren.

Asparagin (Asp. „Merck“) (38,0) und Glykokoll („Hoffmann-La Roche“) (34,5) gewährten eine gute Ernährung. Ein desamidierendes Enzym scheint aber nicht vorhanden zu sein, da eine NH_3 -Bildung nicht nachzuweisen war. Cystin (L-Cystin „Hoffmann-La Roche“) (7,5) war dagegen fast wertlos.

Nukleinsäure.

Die Hefenukleinsäure (Acid. nucl. aus Hefe „Merck“) (70,5) bildet eine sehr gute N-Quelle. Dies deutet auf das Vorhandensein von Nuklease hin und ist vor allem deshalb interessant, weil Nukleinsäuren als Abbauprodukte von Nukleoproteiden im Humus vorkommen (Schreiner und Shorey); (Schreiner).

Humussäure.

Acid. humic. „Merck“ (9,5) ist als N-Quelle nicht verwertbar.

Eiweißstoffe.

Untersucht wurden Pepton (P. e carne „Merck“) (110,5) und Albumin (A. „Merck“ aus Eiern, trocken) (105,0), die sich als die besten der angewandten N-Quellen erwiesen.

e) Das Wachstum auf Humus, Humusextrakten und verschiedenen anderen Stoffen.

Der Pilz gedieh verhältnismäßig gut auf Rohhumus, der mit Regenwasser mehrmals ausgewaschen worden, mit mineralischer Nährlösung

(s. Nährbödenverz. Nr. 3) (ca. $\frac{1}{2}$ Gewichtsmenge des feuchten H.) getränkt und (an 3 aufeinanderfolgenden Tagen bei Atmosphärendruck je $\frac{1}{2}$ Stunde lang) sterilisiert worden war. Die im Humus vorhandenen C-Verbindungen reichten also zur Ernährung des Pilzes aus.

Nach Untersuchungen Stoklasas besteht der Humus größtenteils aus einem Gemisch abgebauter und nicht abgebauter Lignozellulosen und Lignine; aber auch Hemizellulosen (Pentosane und Hexane) sind darin enthalten. Danach scheint der Pilz durch die Verarbeitung dieser Stoffe den notwendigen Kohlenstoff zu gewinnen.

Auf Nadelwaldhumus zeigte der Pilz besseres Wachstum als auf Humus aus Buchenwald. Auf Humusextrakten gedieh der Pilz außerordentlich schlecht. Unverarbeitete, getrocknete Buchenblätter oder Kiefernnadeln, ebenso Holz (Pappelholz) mit mineralischer Nährlösung getränkt, vermochte der Pilz nicht zu verarbeiten.

f) Untersuchungen über die Assimilation des elementaren Luftstickstoffs.

Während zahlreiche Autoren, Czapek, Ternetz, Burgeff (1909), Cortesi, Huber, Wolff, Holländer, Rayner (1922) u. a., sich mit Untersuchungen über eine Luftstickstoffverwertung endophytisch lebender Wurzelpilze befaßt haben, wurden nur wenige solche Untersuchungen an ektotrophe Mykorrhiza bildenden Pilzen vorgenommen.

Melin (1925) gibt an, daß die von ihm von der Kiefer und Fichte isolierten Wurzelpilze in der Reinkultur nicht zur Luftstickstoffbindung befähigt sind; ebenso wenig die als Mykorrhizenbildner festgestellten *Boletus*arten.

Methodik.

Ich arbeitete nach derselben Methode und mit der gleichen Apparatur, die Holländer bei seinen Untersuchungen über die Luftstickstoffassimilation einiger Orchideenwurzelpilze in unserem Institut benutzte. Ein Unterschied bestand nur insofern, als ich die Kulturkolben nicht hintereinander, sondern parallel schaltete, damit nicht etwa in einer Kultur freiwerdendes NH_3 in eine andere gepreßt und damit ein Fehlresultat erhalten wurde. Als Nährmedium diente eine schwach saure¹⁾ und eine schwach alkalische Lösung (s. Nährbödenverzeichnis Nr. 5) mit den pH -Zahlen 5 und 7,5 (Einstellung mit reinster Phosphorsäure bzw. Kalilauge). Um jeden Fehler ausschalten zu können, wurden auch Blindversuchskolben angesetzt, denen ich die gleiche Menge Impfmateriel (ein winziges von Pilzmyzel durchwachsenes Malzextrakt-agarstück) zugab, jedoch wurden diese Kulturen durch Sterilisieren abgetötet. Die Kulturdauer betrug 30 Tage bei Dunkelkultur, die Temperatur annähernd konstant 21°C und die Nährlösungsmenge 200 ccm.

Ergebnisse.

Die durch die Analyse gefundenen N-Mengen waren nur ganz minimal (Bruchteile von Milligramm). Ein ins Gewicht fallender Unter-

1) Die Bindung des freien N durch Bakterien erfolgt ja bekanntlich auch oft nur in sauren oder alkalischen Lösungen, je nach Art des beteiligten Enzyms.

schied zwischen den beimpften Kulturen und den Blindversuchen im N-Gehalt war nicht festzustellen. In den lebenden Kulturen trat zwar zunächst ein ganz schwaches Wachstum ein, das aber bald aufhörte.

Der Versuch ergab also, daß eine Luftstickstoffbindung durch den Monotropapilz in N-freier Lösung weder bei saurer noch bei alkalischer Reaktion des Mediums stattfindet.

Weiterhin wurde untersucht, ob durch Zugabe von etwas N in leicht aufnehmbarer Form die Bindung von freiem N ermöglicht wird, wie das Stahel für einige Pilze feststellen konnte. Die Nährlösung, die im übrigen die gleiche Zusammensetzung wie in den vorigen Versuchen besaß, erhielt einen Zusatz von 0,005% $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ¹⁾ und 0,005%²⁾ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, so daß je 200 ccm Nährlösung theoretisch berechnet 3,78 mg N enthielt. Auch hier wurden die Untersuchungen bei den p_H -Werten (5,0 und 7,5) vorgenommen.

Die Stickstoffbestimmung ergab, daß eine Assimilation von atmosphärischem N auch bei Gegenwart leicht assimilierbarer N-Verbindungen nicht stattgefunden hatte.

3. Vergleich der von verschiedenen Standorten und Varietäten von *Monotropa hypopitys* L. isolierten Pilze.

Es wäre denkbar, daß verschiedene Pilzarten als Mykorrhizabildner von *M. h.* auftreten könnten, je nachdem die Pflanze im Laubwald, im Nadelwald, oder — wie auf den friesischen Inseln — an waldarmen Stellen vorkommt. Ebenso könnte man vermuten, daß die Pflanzen in verschiedenen Bodenarten, z. B. im Sand- oder Kalkboden oder auch die beiden Varietäten *hirsuta* und *glabra* verschiedene Symbionten besitzen. Die Untersuchungsergebnisse über die Morphologie und Physiologie des Pilzes (s. früher) machen diese Annahme allerdings unwahrscheinlich.

Normalerweise werden Anastomosen zwischen Myzelien verschiedener Pilzarten nicht gebildet (Köhler). Es wurde deshalb untersucht, ob die verschiedenen Stämme untereinander zur Fusionsbildung befähigt sind.

Methodik.

Auf das Deckglas einer feuchten Kammer brachte ich zwei Tropfen Malzextraktagar dicht nebeneinander. Den beiden Tropfen wurde Myzel von zwei verschiedenen Stämmen aufgeimpft. Nach einigen Tagen waren die Kolonien kräftig ausgewachsen. Das auf dem Deckglas niedergeschlagene Kondenswasser verband die beiden Tropfen, die Hyphen wuchsen in dieses hinein und lagen dem Deckglas dicht an, wodurch eine gute Beobachtung der Fusionsbildung ermöglicht wurde.

1) Ammoniumsulfat krist. „De Haëns“.

2) Kalziumnitrat krist. „De Haëns“.

Ergebnisse.

Bei 6 von den 10 möglichen Kombinationen zwischen den fünf Stämmen des Pilzes, die aus verschiedenen Boden- und Waldarten isoliert worden waren, konnte ich vegetative Anastomosen feststellen. Doch möchte ich nicht behaupten, daß eine Fusionsbildung bei den vier übrigen Kombinationen unmöglich wäre. Nach Köhler fusionieren nicht alle Rassen oder Stämme einer Pilzart untereinander. Die Annahme liegt somit nahe, daß in den Fällen, wo ich keine Anastomosen beobachten konnte, zur Fusionsbildung untereinander unfähige Stämme vorlagen.

Der Versuch ergab aber, das sowohl Stämme aus verschiedenen Bodenarten, als auch solche verschiedener Waldarten (Laubwald, Nadelwald) und Varietäten des Fichtenspargels miteinander zu fusionieren vermögen. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, daß nur eine Pilzart als Symbiont von *M. h.* auftritt.

VIII. Versuche zur Ermittlung der systematischen Stellung des Pilzes.

Wie schon berichtet, gehört der Mykorrhizapilz von *M. h.* den Basidiomyceten an. Zu seiner näheren Bestimmung war es jedoch erforderlich, die Fruktifikationsorgane kennenzulernen:

1. R. Noack und Peyronel, vor allem auch Masui, suchten im Waldboden nach Hyphenverbindungen zwischen dem Mykorrhizamyzel und Fruchtkörpern. Die Methode ist jedoch sehr unzuverlässig, weil es meist unmöglich ist, in dem von einer Unzahl Hyphen aller Arten reich durchsetzten Humus die Verbindungen zwischen Fruchtkörpern und Mykorrhizen einwandfrei zu verfolgen.

2. Einen anderen Weg ging Melin (1922 und 1925). Aus Myzel, das er jungen, im Walde gesammelten Fruchtkörpern aseptisch entnahm, stellte er Reinkulturen her und versuchte, mit diesen an jungen steril gezogenen Pflänzchen von Waldbäumen Mykorrhizen zu erzeugen.

3. Die sicherste Methode beruht jedoch darauf, Fruchtkörper in der Reinkultur des isolierten Pilzes zu erhalten.

Alle drei Methoden probierte ich aus:

Zu 1. Hyphenverbindungen des Mykorrhizenmantels mit irgendwelchen Fruchtkörpern waren in keinem Falle festzustellen.

Zu 2. Da es technisch unmöglich war, sämtliche am Standort von *M. h.* vorkommenden Basidiomyceten in Reinkultur zu erhalten und mit diesen Synthesversuche anzustellen, beschränkte ich mich auf die Hymenomyzeten und auch nur auf solche Arten, die ich in unmittelbarer Umgebung des Fichtenspargels — in höchstens 2 m Entfernung — auffand.

Die in Betracht kommenden Bodenstellen wurden von Mai bis Oktober in etwa wöchentlichen Abständen abgesucht. Dabei achtete ich besonders auf ein regelmäßiges Vorkommen bestimmter Pilzarten, woraus sich eventuell schon gewisse

Anhaltspunkte für die Bestimmung ergeben konnten. Nach der Methode Melins wurden Reinkulturen zahlreicher Hymenomyzeten erhalten und diesen aseptisch gemachte Samen (das Sterilisierungsverfahren s. später) aufgegeben. Von solchen Pilzen, die in der Reinkultur auf Humus gedeihen, wurden auch Humuskulturen angelegt und diesen septische Samen zugegeben.

Die Versuche verliefen negativ; auch nach 6 Monaten zeigten die Samen keine Veränderung. Beim Vergleich der in Reinkultur erhaltenen Hymenomyzetenmyzelien mit dem Myzel des isolierten Mykorrhizapilzes bemerkte ich aber eine auffallende Ähnlichkeit zwischen denen der *Boletus*-Arten, besonders *Bol. badius*, und dem des Monotropapilzes hinsichtlich Farbe des Myzels, Hyphendicke, Verzweigungsart, Wachstumsgeschwindigkeit, Ausscheidung des braunen Farbstoffs und Geruch. Ich halte es somit für wahrscheinlich, daß der Mykorrhizenpilz des Fichtenspargels innerhalb der Gattung *Boletus* zu suchen ist. Versuche über Fusionsbildung zwischen dem Monotropapilz und verschiedenen *Boletus*-Arten verliefen allerdings negativ.

Zu 3. In den Kulturen des Mykorrhizenpilzes von *M. h.* waren bei Abschluß vorliegender Arbeit, 8 Monate nach der Aufimpfung, noch keine Fruchtkörper gebildet worden, obwohl für die Kultur des Pilzes große Kolben (2—5 l Inhalt) benutzt wurden und ihm reichlich Nährsubstrat zur Verfügung stand, das er kräftig durchwachsen und überwuchert hatte.

Die systematische Stellung des Pilzes konnte also noch nicht ermittelt werden.

IX. Der Bau des Samens von *Monotropa hypopitys* L.

Die in ungeheurer Menge erzeugten, winzigen, nur 0,003 mg wiegenden Samen werden vom Winde fortgetragen und verstreut. Der Same, einschließlich der einschichtigen Testa, die diesen wie ein lockerer Sack umhüllt und flügelartige Fortsätze besitzt, hat eine durchschnittliche Länge von 0,7 mm und Breite von 0,1 mm. Die Zellwände der Testa, die wie die der Orchideen- und Pteridoidensamen gebaut ist, wölben sich an den Stellen, wo sie zusammenstoßen, etwas empor, wodurch eine netzartige Oberfläche zustande kommt, deren Maschen die Luft sehr zähe festhalten und die schwere Benetzbarkeit des Samens bedingen. Diese ist, wie aus der von Burgeff (1909) aufgestellten Tabelle ersichtlich ist, noch viel geringer als bei den terrestrischen Orchideen.

1. Die Untersuchungsergebnisse früherer Autoren über die Anatomie des Samens.

Der Bau des eigentlichen Samens, der aus Embryo und Endosperm besteht, ist schon frühzeitig studiert worden. Müller führt an, daß der Embryo aus 6—10 Zellen zusammengesetzt ist, die in mehreren Etagen übereinander liegen. Später zeigte Koch, daß der von Müller beschriebene „Embryo“ nichts anderes als der

Endospermkörper des Samens ist. Zwar ist Müller der eigentliche Keimling unter den Endospermzellen schon aufgefallen, jedoch hat er ihn als solchen noch nicht erkannt und bezeichnete ihn nur als „Stammachse“. Hofmeister erkennt auch schon richtig den Unterschied zwischen Endosperm und Embryo. Nach seiner Beschreibung ist der Keimling zweizellig. Solms-Laubach findet dagegen, daß der Embryo aus fünf Zellen besteht, die in drei Stockwerken liegen, von denen das unterste, die Hypophyse, einzellig, die beiden anderen je zweizellig sind. Nach Kochs Angaben besteht der Embryo von *M. h.* aus neun Zellen, die als Oktanten eine Embryonalkugel bilden, welche einer einzelligen Hypophyse aufsitzt. Die Hypophysenbildung soll gelegentlich unterbleiben, ebenso auch gewisse der typischen Teilungen der Embryonalkugel und des Endosperms. Velenovsky (1907) führt an, daß er aus 5–9 Zellen besteht; Peltriset findet ihn ebenfalls neunzellig.

2. Eigene Untersuchungen.

Diese wurden zum Teil an ganzen Samen, die mit Chloraljod behandelt waren, teils an gefärbten Mikrotomschnitten vorgenommen. Durch die Chloralhydratbehandlung wird die Testa erweicht und läßt sich durch vorsichtiges Quetschen leicht vom Endospermkörper entfernen. Das Jod färbt die Kerne dunkler braun als das Plasma, so daß sich jene gut von letzterem abheben. Die Anzahl der Kerne des Endospermkörpers bzw. des Embryo ist dann meist ohne Schwierigkeit zu ermitteln und läßt schon einen Rückschluß auf ihre Zellenzahl zu.

Den Endospermkörper fand ich aus neun Zellen bestehend, die in vier Stockwerken gelagert sind. Der erste Stock enthält nur eine

Zelle, der nächste vier, darauf folgt der dritte mit zweien. Aus ebensoviel Zellen besteht der vierte Stock. An beiden Enden besitzt der Endospermkörper Anhängsel, von denen Peltriset das eine (dem Embryo näherliegende) als mikropylares, das andere als chalazales Endospermhaustorium bezeichnete. An Mikrotomschnitten ließ sich feststellen, daß der Same im Querschnitt keinen kreisförmigen, sondern einen elliptischen Umriß zeigt. Er besitzt also eine Breit- und eine Schmal-

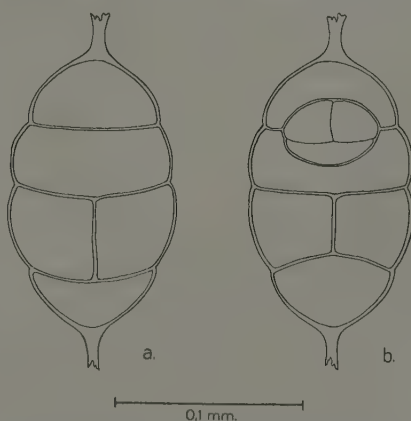


Fig. 9. Same von *Mon. hypopitys* L. nach Behandlung mit Chloraljod und Entfernung der Testa, der Breitseite aufliegend.
a. Aufsicht, b. Medianlängsschnitt.

seite. Liegt der Same auf der Breitseite auf, dann erscheint der Endospermkörper fünfzellig (Fig. 9), weil dann die Trennungswände der Zellenpaare des 3. und 4. Stockwerks parallel der Unterlage verlaufen. Im 2. Stock, der aus vier Zellen besteht, sind allein die vertikalen Wände sichtbar. Der Umriß des Endospermkörpers ist in dieser Lage breitelliptisch. Dreht man den Samen um 90° in seiner Längsachse, so kommen die Trennungswände der Zellen des 3. und 4. Stockwerks vertikal zu liegen und sind zu erkennen (Fig. 10). Der Endospermkörper liegt jetzt auf der Schmalseite auf und sein Umriß ist dem-

entsprechend eine schmale Ellipse.

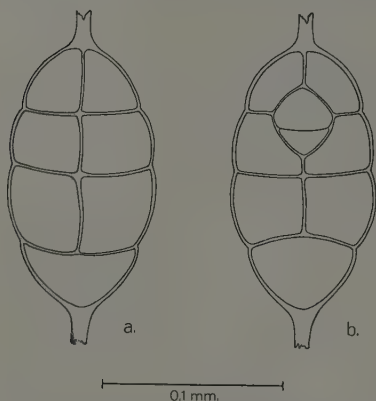


Fig. 10. Wie Fig. 9, aber Same auf der Schmalseite liegend (Seitenlage).
a. Aufsicht, b. Medianlängsschnitt.

Der Embryo, der inmitten der vier Zellen des 3. und 4. Stockwerkes gelegen ist, zeigt in den beiden Lagen ebenfalls ein verschiedenes Aussehen. In der ersteren erscheint er elliptisch, bisweilen etwas kreiselförmig, aus drei Zellen bestehend (Fig. 9). Durch eine senkrecht zur Unterlage und zur Längsachse des Samens verlaufende Wand wird er in zwei ungleich große Teile getrennt. Der kleinere, zwischen dem Zellenpaar des 3. Stockwerkes liegende Teil, besteht nur aus einer einzigen Zelle,

während der obere, etwas größere, durch eine Wand senkrecht zur Unterlage und in der Richtung der Längsachse in zwei Zellen geteilt ist. Liegt der Same auf der Schmalseite auf, dann scheint es, als ob der Embryo aus zwei Zellen besteht, weil jetzt nur die Wand senkrecht zur Unterlage und senkrecht zur Längsachse des Samens sichtbar ist (Fig. 10). Der Embryo besitzt in dieser Lage ausgeprägt kreiselförmige Gestalt. Eine Hypophyse oder Überreste einer solchen vermochte ich am Embryo des reifen Samens nicht wahrzunehmen.

Der Endospermkörper besteht also aus neun, der Embryo dagegen nur aus drei Zellen. Als Reservestoff enthalten die Zellen des Endosperms und Embryos fettes Öl.

X. Die Keimung des Samens.

1. Die Versuche früherer Autoren.

Bisher war es noch niemals gelungen, die Keimung der Samen von *M. h.* zu beobachten. Dagegen trifft man in der Literatur einige Angaben über Keimpflanzen. Chatin will eine junge Pflanze beobachtet haben, die mittels Wurzelhaustorien auf Baumwurzeln parasitierte. Etwas später berichtet Drude (1873), daß es ihm gelungen sei, kleine wurzelartige Gebilde aufzufinden, die er auf Grund der anatomischen Untersuchung für Monotropakeimlinge hielt. Neue Mitteilungen über solche Funde liegen nicht vor. Diese beiden Angaben sind aber wenig zuverlässig, so daß ihnen keine größere Bedeutung zukommt.

Dagegen besitzen wir sichere Mitteilungen über Funde von Keimlingen anderer Pirolaceen. 1885 hat Irmisch in der „Flora“ eine Keimpflanze von *Ramischia secunda* beschrieben. 1905 berichtete Velenovsky, daß er mehrere Keimlinge — ebenfalls von *Ramischia secunda* — auffinden konnte. Sie waren aber schon ziemlich weit entwickelt und besaßen schon Blattsprosse. Den Fund eines Keimpflänzchens von *Piv. chlorantha* im Waldboden teilt Paula Fürth mit. Sie entdeckte auch einmal in der Erde einer Topfkultur von *Moneses uniflora* einen Keimling dieser Pirolodee.

Als erstem gelang es Fuchs, zit. nach Kinzel, noch chlorophyllfreie Keimpflanzen aufzufinden. Durch seinen Fund wird die Vermutung Velenovskys gestützt, daß aus dem Samen zunächst ein wurzelähnliches Gebilde — das Prokaulom — hervorgeht, das als selbständige saphrophytische Generation perennieren kann und aus dem später endogen eine blüten- und blättertragende Achse als zweite Generation entsteht.

Da solche Keimlinge aber nur ganz selten aufgefunden wurden, kam man zu dem Schluß, daß die Pirolaceen-Samen, die doch in ungeheurer Menge produziert werden, nur ausnahmsweise zu keimen vermögen.

Die Annahme lag nahe, daß *M. h.* ähnlich gebaute Keimlinge besitzt wie die Pirolodeen. Ich verwandte viel Zeit auf das Aufsuchen von Monotropakeimlingen. Der Humus der an *M. h.* reichen Standorte wurde im Frühjahr und Herbst in verschiedenen Tiefen gründlich durchsucht, vor allem in der Nähe der Mutterpflanzen. Es gelang mir jedoch niemals Keimlinge zu entdecken.

Die oben erwähnten, von verschiedenen Forschern aufgefundenen, Pirolodeenpflänzchen hatten für die Keimungsgeschichte keine allzugroße Bedeutung, da die wichtigen Anfangsglieder fehlten. Deshalb hat man schon seit längerer Zeit versucht, ihre Samen zur Keimung zu bringen und die Entwicklung von den ersten Stadien an zu verfolgen. Die Versuche Velenovskys, der die Samen in den Waldboden aus säte, waren erfolglos. Jahrelang hat sich Kinzel vergeblich bemüht die Keimung solcher Samen zu erreichen. Er hat vor allem durch Frost auf sie einzuwirken versucht.

Nachdem durch die Arbeiten Bernards (1908) und Burgeffs (1909) bekannt geworden war, welche Rolle die Wurzelpilze bei der Entwicklung der Orchideenkeimlinge spielen, war zu vermuten, daß auch die Samen der Pirolaceen, die ja ähnlich den Orchideensamen einen außerordentlich reduzierten Embryo besitzen, bezüglich der Keimung auf die Mithilfe ihrer Pilzsymbionten angewiesen sind. Man glaubte damit die Ursache für das Mißlingen der Keimungsversuche gefunden zu haben. So

hat Fürth Pirolideensamen auf Pilzkulturen, die sie von den betreffenden Wurzeln gewonnen hatte, aufgegeben. Ihre Versuche blieben jedoch ohne Erfolg. Rexhausen hat mit Hilfe des von ihm isolierten Pilzes die Keimung der Monotropasamen zu erreichen versucht, aber ebenfalls völlig erfolglos. Allerdings gibt Rexhausen selbst zu, daß es nicht ganz sicher sei, ob der von ihm isolierte Pilz wirklich der Symbiont von *M. h. sei*. Damit kommt diesem Versuch kaum eine Bedeutung zu. Ebensowenig Erfolg brachte ihm das Aufgeben von Samen auf die bloßgelegten Prokaulome am Standort und in Topfkulturen. Nach 6 Monaten waren die Samen noch ganz unverändert.

1920 gelang Christoph als erstem die Keimung von Pirolasamen an *Pir. rotundifolia* zu beobachten. Merkwürdig ist aber, daß alle künstlichen Nährlösungen, mit denen er die Samen behandelte, versagten und er nur mit natürlichen Nährflüssigkeiten (Auszüge und Auskochungen der Humusschicht vom Standort) Erfolg hatte, wobei sich ein Zusatz von Pepton „Witte“ als besonders günstig erwies.

Die Keimung erfolgte erst nach Verlauf von 5 Monaten. Während dieser Zeit wurden die Kulturen feucht und dunkel gehalten. Es gelang ihm schließlich etwa 75% Keimlinge zu erhalten. Danach ist die Keimfähigkeit der Pirolasamen ziemlich groß und die Ansicht Velenovskys, daß die Samen nur ganz selten zu keimen vermögen, unzutreffend.

Die von Christoph erhaltenen Keimlinge zeigten schon eine Differenzierung in verschiedene Gewebearten.

Nach seinem Bericht erfolgt die Keimung unabhängig von der Mitwirkung eines Pilzes — er fand die Mikrotomschnitte der Keimlinge pilzfrei — anfangs auf Kosten der Reservestoffe aus Endosperm- und Scheitelpolzellen, später durch Aufnahme von Nährlösung seitens der großen Epidermiszellen. Weitere Entwicklungsstadien erhielt er nicht. Aus den Ergebnissen seiner Versuche schließt Christoph, daß die terpenartigen Kohlenstoffverbindungen des Bodenauszugs, im Verein mit Pepton, die Keimung auslösten.

Kinzel nimmt an, daß die Keimlinge lange Zeit chlorophyllfrei bleiben und saprophytisch leben. Er glaubt auch, daß die Weiterentwicklung der von Christoph gefundenen Anfangsstadien sich auf künstlichen Nährböden erreichen läßt.

2. Eigene Keimungsversuche.

a) Versuche mit aseptischen Samen.

Für die Keimungsversuche auf künstlichen Nährböden (zucker- oder stärkehaltigen Medien) war es erforderlich die Samen äußerlich steril zu machen. Dies geschah durch 20—30minutenlanges Behandeln mit einer Chlorkalklösung (1:15) nach vorherigem Befeuchten der Samen mit absolutem Alkohol.

α) Auf festen Nährböden.

Aseptisch gemachte Samen wurden in Reagensgläser (Jenaer Glas) auf einen Nähragar (s. Nährb.verz. Nr. 6) gegeben, der sich nach Burgeffs (1932) Erfahrungen für die pilzfreie Aufzucht von Orchideensamen gut bewährt hat. Die Kulturröhren wurden dunkel, zum Teil warm (Durchschnittstemperatur 21° C), zum Teil kühl gehalten

und eine dritte Portion einige Zeit dem Frost ausgesetzt. Die verwandten Samen stammten aus frischer Ernte. Die Versuche wurden im Herbst angesetzt. Bei Abschluß derselben nach 11 Monaten waren in keiner Kulturröhre Keimlinge zu entdecken.

β) Mittels Auswässerung und Befuchtung.

Burgeff (1932) fand, daß sich die Samen der schwerkeimenden, also vor allem der terrestrischen Orchideen meistens leicht aufziehen lassen, wenn sie eine gründliche monatelange „Auswässerung“ erfahren hatten. Er vermutet, daß durch diese Auswaschung keimungshemmende Stoffe entfernt werden. Ich hielt für wahrscheinlich, daß diese Methode auch bei den sehr ähnlich gebauten Samen von *M. h.* Erfolg hätte.

Das Auswässern der Samen unter sterilen Bedingungen geschah in besonderen Befuchtungsapparaten mit destilliertem Wasser.

Gleichzeitig wurden mittels dieser Apparate Keimungsversuche durch Befuchtung mit verschiedensten Flüssigkeiten vorgenommen. In einigen Versuchen wurden z. B. die Samen mit Humusdekot in verschiedenen Konzentrationen (1 Teil Humus, 3 Teile Wasser; 1 Teil Humus, 5 Teile Wasser), dem Pepton ($\frac{1}{4}\%$; 1%) zugesetzt war, begossen. Mit solchen Lösungen hatte, wie schon bemerkt, Christoph Erfolg bei seinen Keimungsversuchen mit Samen von *Pir. rotundifolia*. Weiterhin wurden Befuchtungen mit zuckerhaltigen Nährlösungen (s. Nährb.verz. Nr. 8) und mit mineralischen Nährlösungen (Nr. 3) vorgenommen.

Die Samen wurden dunkel und bei einer Temperatur von ca. 21° C gehalten.

Die Versuche wurden im Herbst, Anfang Oktober, mit frisch geernteten Samen angesetzt und diese in monatlichen Abständen auf Keimungen geprüft. Nach 12 Monaten wurde der Versuch abgebrochen. Keimlinge waren nicht aufzufinden.

b) Versuche mit septischen Samen.

a) Unter natürlichen Bedingungen im Freiland.

An markierten Stellen wurden im Waldboden in verschiedenen Bodentiefen, teilweise auch direkt unter der Oberfläche, kleine Säckchen aus engmaschigem Gazestoff vergraben, nachdem sie mit samenuntermischter Erde aus der betreffenden Bodenschicht gefüllt worden waren. Diese Methode ermöglichte mir, die ausgelegten Samen leicht wiederzufinden. Pilzhyphen und kleine Bodenorganismen vermögen die Gaze ohne weiteres zu durchdringen, so daß die natürlichen Verhältnisse im Boden gewahrt blieben.

Ein Teil der Samen wurde im Oktober ausgelegt, also sehr bald nach der Reife; eine weitere Portion erst im folgenden Jahre, März, nachdem sie starkem Frost (bis -16°C) ungeschützt ausgesetzt war. Im Mai und Juni wurde ein Teil der im Herbst des vorangegangenen Jahres ausgelegten Samen ergebnislos auf Keimlinge untersucht. Bei einer nochmaligen Prüfung Ende Juli, also nach $9\frac{1}{2}$ Monaten, konnte ich jedoch einige Keimlinge entdecken. Der Prozentsatz der gekeimten Samen war allerdings sehr gering (etwa 0,3%). Dabei war es ohne Bedeutung, ob die Samen in tieferen Bodenschichten lagen oder direkt an der Oberfläche. Auch die Entfernung von der Mutterpflanze — die Samen wurden teils in unmittelbarer Umgebung des Prokauloms, teils an weit abgelegenen Stellen ausgesät — ließ keinen Einfluß auf die Keimung erkennen. Ebensowenig spielte die Bodenart und die Azidität eine Rolle. Ich erhielt Keimungen sowohl im kalkhaltigen Boden der Kiefernbestände (Standort I), als auch im lehmigen Untergrund des Buchenwaldes (Standort IV) und im Sandboden (Standort III).

β) In Töpfen mit Standorterde.

Ein Teil der Samen wurde mit Erde verschiedener Standorte vermischt in Blumentöpfe gegeben. In einigen Versuchen wurden die Samen nur der Erde aufgestreut und zur Feuchthaltung mit einer Moosschicht bedeckt. Alle Topfkulturen wurden reichlich feucht, aber bei verschiedenen Temperaturen gehalten. Manche standen im Freien und waren auch der Einwirkung des Frostes ausgesetzt. Eine weitere Versuchsserie wurde kühl, aber frostfrei gehalten, etliche Töpfe dagegen von Anfang an warm, bei einer Durchschnittstemperatur von 21°C . Auch hier fanden sich bei der im Juli vorgenommenen Untersuchung der im Oktober des vorangegangenen Jahres angesetzten Kulturen in allen Töpfen einige Keimlinge. Der Prozentsatz der Keimungen war gegenüber den Freilandversuchen etwas höher ($\frac{1}{2}$ —1%).

γ) Mittels Auswässerung.

Für diese Versuche wurden kleine Blumentöpfe mit engmaschigem Gazestoff überspannt und darauf Samen gegeben. Anfangs wurden diese, bis sie durchfeuchtet waren, täglich teils mit Regenwasser, teils mit destilliertem Wasser begossen; später nur jeden 2. Tag. Die Samen wurden vor Licht geschützt gehalten. Mit der Bewässerung wurde Anfang Oktober begonnen. Bei einer Prüfung Mitte Juli des folgenden Jahres waren noch keine Keimlinge aufzufinden. Erst bei einer späteren Untersuchung, Ende August, also nach 11 Monaten, wurden einige Keimungen

(etwa $\frac{1}{2}\%$) entdeckt, und zwar sowohl unter den mit Regenwasser als auch unter den mit destilliertem Wasser ausgewaschenen Samen. Ob diese kalt oder warm gehalten worden waren, hatte auf die Höhe der Keimprozente ebenfalls keinen Einfluß.

c) Ergebnisse der Samenkeimungsversuche und Erörterungen über dieselben.

Die vorstehend geschilderten Versuche ergaben, daß die Keimung der *Monotropasamen* nicht, wie Christoph für die *Pirolasamen* vermutet, an die Anwesenheit bestimmter Humusstoffe (Terpene) und Pepton in der Nährlösung gebunden ist; denn ich erhielt auch Keimlinge von Samen, die in sehr humusarme Böden ausgesät waren, aber auch allein nach Auswässerung mit destilliertem Wasser.

Die ersten Keimlinge in der Erde fand ich nach $9\frac{1}{2}$ Monaten, bei den Wässerungsversuchen auf Gaze erst nach 11 Monaten. Danach möchte ich annehmen, daß auch der Keimung der *Monotropasamen* ein Auswaschen von keimungshemmenden Stoffen vorausgehen muß. Die längere Keimruhe der auf Gaze gewässerten Samen gegenüber derjenigen der in der Erde liegenden möchte ich damit erklären, daß im ersteren Falle die Samen, vor allem anfangs, leicht wieder austrocknen und das Auswachsen der Hemmungsstoffe infolgedessen langsamer vonstatten geht als in der Erde, wo sich die Samen besser feucht erhalten können.

Daß andere Beobachter nach der Aussaat von Samen in den Waldboden keine Keimlinge gefunden haben, könnte darin eine Erklärung finden, daß diese infolge ihrer geringen Zahl übersehen wurden. Vielleicht sind die Samen auch zu früh untersucht worden, d. h. vor einer ausreichenden Auswässerung, bevor also überhaupt Keimung erfolgen konnte.

Da der Keimungsbeginn sich durch Einwirkung von Kälte oder Wärme nicht beschleunigen ließ, erhält die Annahme, daß lediglich eine ausreichende Beseitigung der Hemmungsstoffe zur Einleitung der Keimung erforderlich ist, eine weitere Stütze.

Der geringe Prozentsatz der erhaltenen Keimlinge läßt darauf schließen, daß die Samen unter natürlichen Verhältnissen nur selten zu keimen vermögen. Es ist aber anzunehmen, daß unter günstigen Bedingungen, besonders auf künstlichem Substrat, die Keimprozente erhöht werden können.

Da es nicht gelang aus aseptischen Samen Keimlinge zu erhalten, könnte man annehmen, daß der Pilzsymbiont zur Keimungsauslösung

unentbehrlich ist und vielleicht, wie bei manchen Erikaceen, im Samen schon enthalten ist, durch die Sterilisierung aber abgetötet wurde. Gegen diese Annahme spricht aber der anatomische Befund sowohl der Samen wie der Keimlinge; sie erwiesen sich stets als völlig pilzfrei. Wahrscheinlich sind die Samen jedoch durch das Sterilisierungsverfahren geschädigt worden, obwohl sie danach ein vollkommen gesundes Aussehen hatten und von septischen Samen bis auf die Farbe der Testa, die durch die Chlorbehandlung ausbleicht, nicht zu unterscheiden waren. Zur Klärung dieser Frage müssen weitere Versuche unternommen werden.

XI. Entwicklung und Bau des noch unverpilzten Keimlings.

Die Entwicklung des Keimlings vom Anfang an, vor allem die ersten Teilungsstadien zu beobachten gelang leider nicht, obwohl gerade die Monotropasamen wegen der geringen Zellenzahl des Embryo —

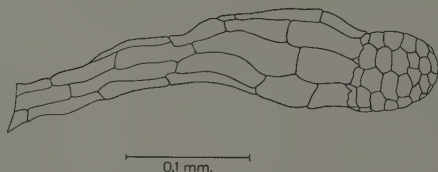


Fig. 11. Keimling, noch unverpilzt, der eine flügelartige Fortsatz der Testa abgesprengt.

er besteht, wie früher dargelegt wurde, nur aus drei Zellen — für solche Untersuchungen ein geeignetes Objekt sein dürfte, im Gegensatz zu dem der Piroloideen, dessen Embryo aus etwa 30 Zellen zusammengesetzt ist.

Sämtliche aufgefundenen Keimlinge hatten schon eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht, einen aus etwa 80 Zellen bestehenden Zellkörper. Eine große Anzahl von Samen, denen äußerlich keine Keimung anzusehen war, wurden nach Entfernung der Testa auf Zellteilungen am Embryo untersucht; alle zeigten jedoch diesen noch unverändert dreizellig.



Fig. 12. Keimling nach Absprengung eines Teiles der Testa, noch pilzfrei (Vergr. 150fach).

Bei der Keimung werden die Endospermzellen entleert; der Endospermkörper der keimenden Samen zeigt daher im durchfallenden Licht eine viel hellere Farbe als der mit fettem Öl vollgepfropfte der ungekeimten Samen. Die ersteren fallen dadurch im Gesichtsfeld des Mikroskops sofort auf.

In den meisten Fällen besaßen die Keimlinge ein Aussehen wie es die Fig. 11 u. 12 zeigen. Der eine flügelartige Testafortsatz ist in diesem Stadium durch den Keimling abgesprengt worden.

Aber schon vor der Sprengung der Samenschale ist der Keimling zu erkennen, da er durch die Testa hindurchleuchtet. Befreit man ihn von dieser, so bemerkt man, daß er die Endospermwand gesprengt hat. In diese ist er jedoch eingeklemmt und wird dadurch festgehalten (Fig. 13). Er besitzt angenähert kreiselförmige Gestalt und in dem aufgefundenen Stadium etwa die Größe des Endospermkörpers.

Dem Studium des inneren Baues dienten Mikrotomschnitte. Die Bilder derselben ähneln denen, die Christoph für *Pirola rotundifolia* gefunden hat, außerordentlich (Fig. 14). Eine

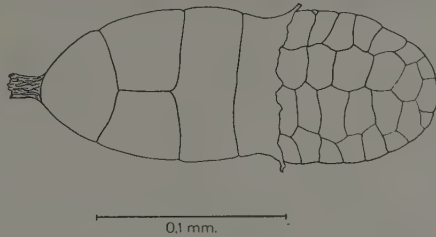


Fig. 13. Keimling, noch unverpilzt, im Endosperm sitzend, nach Entfernung der Testa.

Gewebedifferenzierung

ist auch schon zu erkennen. Als erste Anlage der Gefäße findet man zentral gelegen langgestreckte Zellen. Darauf folgt eine aus großen Zellen bestehende Lage, aus der sich das Rindengewebe entwickelt. Nach außen wird der Keimling abgeschlossen durch eine kleinzellige Schicht, die spätere Epidermis. Die Bildung einer „Wurzel“haube ist noch nicht wahrzunehmen.

Der auffallende Größenunterschied zwischen den Epidermiszellen und den Zellen des darunterliegenden Gewebes, der für das Prokaulom von *M. h.* so charakteristisch ist, findet sich also schon an den jüngsten Keim-

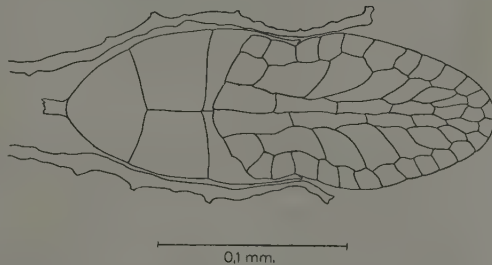


Fig. 14. Keimling, noch unverpilzt, Mikrotomlängsschnitt, 10 μ Dicke. Färbung: Baumwollblau.

lingen. Der anatomische Bau des Keimlings ist somit dem des Prokauloms sehr ähnlich, und die Theorie Velenovskys, daß aus dem Samen des Fichtenspargels ebenso wie bei den anderen Pirolaceen zunächst ein sich saprophytisch ernährendes wurzelartiges Gebilde hervorgeht, findet in diesem Befund eine Stütze.

Die Tatsache, daß sämtliche aufgefundenen Keimlinge gleiche Größe besaßen — etwa die des Endospermkörpers — und über dieses Stadium

nicht hinauskamen, machte es sehr wahrscheinlich, daß diese Entwicklungsstufe lediglich auf Kosten der Endospermreservestoffe erreicht wird, daß aber zur Weiterentwicklung — wenigstens unter natürlichen Verhältnissen — die Infektion durch den Pilzsymbionten, der nun die Ernährung des Keimlings übernehmen muß, erforderlich ist. Doch war es notwendig, diese Annahme zu beweisen.

XII. Die Synthese der Mykorrhiza.

Eine größere Anzahl der erhaltenen Keimlinge wurden in Reinkulturen des isolierten Mykorrhizapilzes gegeben, und zwar sowohl in Kulturen auf Glukoseagar (s. Nährb.verz. Nr. 6) und Stärkeagar (s. Nährb.verz. Nr. 7), als in solche auf ausgewaschenem sterilisierten Humus. Da die Keimlinge nicht aseptisch gemacht waren, entwickelten sich bald reichlich Fremdinfektionen, die mit jenen in die Kulturen eingebracht worden waren. Der stärkehaltige, besonders aber der zuckerhaltige Nährboden war von ihnen bald völlig überwuchert, so daß sämtliche Keimlinge zugrunde gingen. In den Humuskulturen dagegen entwickelten sich die Fremdinfektionen nur schwach, und ein Teil der Keimlinge blieb unversehrt. Bei der ersten Untersuchung, ca. 3 Wochen nach dem Aufgeben auf die Reinkultur des Pilzes, konnte ich die Ausbildung eines Pilzmantels um die Keimlinge feststellen, außerdem eine bedeutende Größenzunahme. Nach etwa 2 Monaten — bei Kultur im Warmhaus — hatten sie etwa das 50fache ihrer ursprünglichen Größe erreicht. Die Gestalt der Keimlinge ist in diesem Stadium schwach keulenförmig. Mit dem verjüngten, basalen Teil sitzen die meisten noch fest im Endospermkörper.

Keimlinge, die in Reinkulturen verschiedener Hymenomyzeten, besonders Boletusarten, auf Humus gegeben waren, besaßen auch nach längerer Zeit noch keinen Pilzmantel und zeigten keine Weiterentwicklung. Damit ist einmal bewiesen, daß diese nur mit Hilfe des spezifischen Pilzsymbionten möglich ist, andererseits, daß der isolierte Pilz mit dem Mykorrhizapilz von *M. h.* identisch ist.

Eine Weiterentwicklung pilzfreier Keimlinge auf Nährböden mit leicht aufnehmbaren Kohlenstoffverbindungen, z. B. Glukose — wie bei Orchideenkeimlingen — halte ich — zum mindesten bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe — durchaus für möglich. Zur Prüfung dieser Frage müssen aber aseptisch gemachte Keimlinge verwandt werden, die vorläufig noch nicht zu erhalten waren.

Die Infektion durch den Symbionten wird im Freiland, wo sich der Mykorrhizapilz nur manchmal in unmittelbarer Nähe des Keim-

lings befindet, oft erst nach längerer Zeit erfolgen können. Es ist daher anzunehmen, daß der Keimling diesen besonderen Verhältnissen durch eine ziemlich lange Lebensfähigkeit in unverpilztem Zustand, also ohne Nahrungszufuhr, angepaßt ist.

XIII. Anatomische und zytologische Untersuchung des verpilzten Keimlings.

Zur Untersuchung verwandte ich 10 μ dicke, mit Baumwollblau gefärbte Mikrotomschnitte von Keimlingen, etwa 3 Monate nach erfolgter Infektion (Fig. 15).

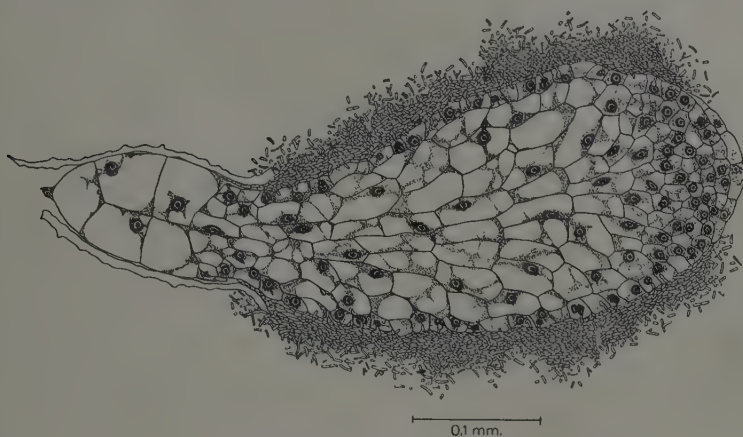


Fig. 15. Entwicklungsfähiger Keimling mit im Syntheseversuch erzeugter Mykorrhiza, Haustorialhyphen in verschiedenen Stadien zeigend. Mikrotomlängsschnitt, 10 μ Dicke. Färbung: Baumwollblau. Kombinationsbild aus mehreren Schnitten.

Die zentral gelegenen Zellen sind schon zu einem deutlichen Leitgewebe entwickelt, das aus ca. 3—4 Zellagen besteht. Das Rindengewebe besitzt in diesem Stadium etwa drei Zellreihen. Den Abschluß nach außen bildet die kleinzellige Epidermis. Der „Wurzel“pol wird von einer Zellschicht bedeckt, die sehr plasmaarm ist und deren Kerne nur schwach färbbar sind. Sie dürfte die erste Anlage einer „Wurzel“-haube sein, und bleibt, ebenso wie die Calyptra der Prokaulomzweige an ausgewachsenen Exemplaren, frei vom Myzelmantel. In dieser Entwicklungsstufe besteht der Keimling aus ca. 1500 Zellen.

Die Vorgänge in den Epidermiszellen (Eindringen der Pilzhyphe, Anschwellen der Haustorien, Plasmoptyse und Verdauung) sind die

gleichen, wie sie bei der Untersuchung des vollentwickelten Prokauloms gefunden wurden: der letzte und sicherste Beweis für die Richtigkeit der Isolierung und das Gelingen der Mykorrhizasynthese.

Wenn auch die vorliegende Arbeit noch manche Lücken aufweist, auf die ich zum Teil schon hingewiesen habe, so konnten doch die Hauptaufgaben: Isolierung des Pilzsymbionten, Beobachtung der Keimung des Samens und der Weiterentwicklung des Keimlings nach Erzeugung der Mykorrhiza im Syntheseversuch, gelöst werden. Der Beobachtung und der Darstellung weiterer Entwicklungsstadien bis zur blühenden Pflanze dürften danach keine allzugroßen Schwierigkeiten mehr im Wege stehen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Das Prokaulom von *Monotropa hypopitys* L. ist in Böden mit verschiedenem Gehalt an organischer Substanz (humusreichen oder humusarmen Böden) in verschiedener Weise entwickelt. Ist das Substrat an organischen Stoffen reich, dann deutet die Ausbildung des Prokauloms als ein dichtes, reichverzweigtes Knäuel auf eine intensive Bearbeitung des Bodens hin. Es besitzt dann die typische Wurzelform der Holosaprophyten. Bei Humusarmut des Bodens ist das Prokaulom im Substrat weit ausgedehnt und -verzweigt und ähnelt den Wurzeln autotropher Pflanzen.

Es besteht ferner ein Zusammenhang zwischen der Zusammensetzung des Bodens (Humusgehalt) und der Stärke der Verpilzung derart, daß bei höherem Humusgehalt letztere zunimmt. Eine Beziehung zwischen der Intensität der Verpilzung (mehr oder weniger gute Ausbildung der Mykorrhiza) und der Gestalt des Prokauloms ist demnach anzunehmen. Ist die Verpilzung schwach, dann ist die Ernährung des Prokauloms schlecht und die Verzweigung demzufolge extensiv.

2. Pilzfreie Prokaulome habe ich niemals aufgefunden. Dies deutet darauf hin, daß der Fichtenspargel bei seiner Ernährung im natürlichen Substrat auf die Mithilfe des Pilzsymbionten angewiesen, die Mykotrophie also eine obligatorische ist.

3. In die Epidermiszellen, niemals aber in tiefere Zellschichten, dringen Hyphen ein, die auf den Zellkern zuwachsen und in seiner Nähe zur Nährstoffspeicherung veranlaßt werden. Diese Haustorien schwellen in ihrem terminalen Teil blasig an und platzen schließlich, wobei der Hypheninhalt in die Wirtszelle ergossen wird (Plasmoptyse). Diesem Vorgang folgt die Resorption des fremden Protoplasten und der

Speicherstoffe (Ptyophagie); ein Auftreten von Exkreten ist während oder nach der Verdauung nicht zu beobachten. Die Veränderung, die der Wirtszellkern bei der Ptyophagie erleidet, ist unbedeutend. Nach erfolgter Plasmoptyse verschwindet die blasige Anschwellung der Hyphe.

Stets dringt in eine Epidermiszelle nur ein einziges Haustorium ein.

4. Sehr bald nach der Infektion wird die Haustorialhyphle von einer Cellulosescheide umgeben, zunächst nur im basalen Teil, später nach der Verdauung wird der Celluloseüberzug auf das gesamte Haustorium ausgedehnt.

5. Haustorialhyphen finden sich in gleicher Weise in gerbstoffhaltigen wie -freien Zellen. Der Tanningehalt der Epidermiszellen stellt also keinen Schutz gegen das Eindringen der Hyphen dar.

6. Während der Zeit des stärksten Wachstums der Sprosse von *M. h.* sind die Schwellungs-, Plasmoptyse- und Verdauungsstadien am reichlichsten vorhanden. Danach ist kaum zweifelhaft, daß die Pflanze die zum Aufbau notwendigen Stoffe größtenteils auf dem Wege über die Ptyophagie erhält.

7. Die Untersuchungen über das Verhältnis vom Stickstoff- zum Basenäquivalent im Sproß ergaben, daß — ebenso wie bei den meisten obligat-mykotrophen Pflanzen — ein bedeutender Stickstoffüberschuß (im Mittel 59,7 %) vorhanden ist. Der Schluß liegt nahe, daß auch der Stickstoff zum großen Teil durch die Verdauung des Hypheninhalts gewonnen wird.

8. Hinsichtlich des Nährstoffaustausches ist das Symbioseverhältnis sehr einseitig: Die physiologische Leistung des Pilzes ist sehr groß; er verarbeitet die hochmolekularen organischen C- und N-Verbindungen des Humus und überträgt sie auf die höhere Pflanze. Letztere gewinnt auf diese Weise wahrscheinlich auch Salze. Der Pilz dagegen erhält — abgesehen vielleicht von etwas Zucker beim Infektionsbeginn — wohl keine Nährstoffe und begnügt sich mit einer Wachstums- und Stoffwechselförderung an der Oberfläche des Prokauloms als Äquivalent für seine Nährstofflieferung.

9. Die Isolierung des Pilzsymbionten ist zum ersten Male einwandfrei gelungen. Die zahlreichen Isolierungsversuche aus verschiedenen Wald- und Bodenarten und von beiden Varietäten der Pflanze ergaben stets den gleichen Pilz.

10. Die Hyphen des isolierten Pilzes zeigen morphologisch völlige Übereinstimmung mit denen der Mykorrhiza. Sie sind schnallenlos, regelmäßig septiert und besitzen eine Dicke von ca. 5 μ . Die Verzweigung ist typisch monopodial, Anastomosen, vor allem leiterförmige, sind

sehr häufig. Der Pilz besitzt ein Paarkernmyzel, gehört also zu den Basidiomyzeten.

11. Für das Wachstum bevorzugt der Pilz saure Lösungen; sein Optimum liegt bei einem p_H von 5.

12. In der Reinkultur sind als Kohlenstoffquellen die meisten Zuckerarten gut geeignet, auch Huminsäure wird gut verwertet, was deshalb wichtig ist, weil diese C-Verbindung im Humus reichlich vorhanden ist. Zellulose (Filtrierpapier) ist völlig wertlos, ebenso Tannin. Auf gut ausgewaschenem Rohhumus vermag der Pilz leidlich gut zu wachsen.

13. Sehr gute Stickstoffquellen sind die Ammonsalze und die Eiweißverbindungen (Albumin, Pepton); Huminsäure als N-Lieferant ist dagegen ganz wertlos. Proteolytische Enzyme und Nukleasen sind vorhanden, ein desamidierendes Enzym war dagegen nicht nachzuweisen.

14. Der Pilz besitzt nicht die Fähigkeit molekularen Luftstickstoff zu binden, auch nicht nach Zugabe geringer Mengen leicht aufnehmbarer Stickstoffverbindungen.

15. Die systematische Stellung des Pilzes konnte nicht ermittelt werden, jedoch scheint er der Gattung *Boletus* nahezustehen oder ihr selbst anzugehören.

16. Der Bau des Samens wurde nachgeprüft und entgegen früheren Untersuchungen gefunden, daß das Endosperm aus neun und der Embryo nur aus drei Zellen besteht.

17. Die Keimungsversuche unter sterilen Bedingungen verliefen negativ. Dagegen wurden mit septischen Samen Keimungen erzielt, sowohl durch Aussaat in Standortboden als auch nach „Auswässerung“ auf Gaze. Vor Ablauf von 9 Monaten konnten keine Keimlinge erhalten werden, auch nicht nach Einwirkung von Frost oder Wärme. Danach ist es wohl zweifellos, daß der Keimungsbeginn abhängig ist von einer ausreichenden Auswaschung keimungshemmender Stoffe. Die Keimung erfolgt unabhängig von der Mitwirkung des Pilzes, wie an Mikrotomschnitten von Keimlingen nachgewiesen wurde.

18. Nach Erreichung einer gewissen Größe — etwa der des Endospermkörpers — sprengt der Keimling die Testa. In diesem Stadium zeigt er schon eine Differenzierung in verschiedene Gewebearten. Die Endospermzellen sind in diesem Zustand entleert, die Reservestoffe also aufgebraucht. Bei Ausbleiben der Infektion durch den Pilzsymbionten ist der Keimling — wenigstens unter natürlichen Bedingungen — zu einer Weiterentwicklung nicht fähig.

19. Die Synthese der Mykorrhiza ist gelungen: In Reinkulturen des isolierten Pilzes gegebene Keimlinge zeigten eine bedeutende Größenzunahme und Ausbildung eines Pilzmantels. Dagegen war in Reinkulturen verschiedener Hymenomyceten eine Weiterentwicklung von Keimlingen nicht zu beobachten.

20. Die zytologische Untersuchung der im Syntheseversuch erzeugten Mykorrhiza ergab völlige Übereinstimmung mit der „natürlichen“ am ausgebildeten Prokaulom.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Würzburg in der Zeit von Oktober 1930 bis September 1932 unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Burgeff ausgeführt. Ich spreche Herrn Prof. Burgeff, der die Anregung zu dieser Arbeit gab und mir liebenswürdigerweise die Benutzung der notwendigen Hilfsmittel gestattete, für sein großes Entgegenkommen und sein stets förderliches Interesse am Fortgange der Untersuchungen meinen aufrichtigen Dank aus.

Literaturverzeichnis.

- Andres, H., Verh. d. Nat. histor. Ver. d. Preuß. Rheinlande u. Westf., **66**, 1909. — Bedr Chan, Aali, Allg. Forst- u. Jagdzeitung 1923. — Bernard, N., C. R. Ac. Sc., **137**, 1903. — Ders., C. R. Ac. Sc., **140**, 1905. — Ders., La culture des Orchidées dans ses rapports avec la symbiose. Gand 1908. — Boas, F., Naturwissenschaft u. Landwirtschaft, Heft 14, 1928. — Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen, Jena 1909. — Ders., Symbiose und Saprophytismus. Studien an tropischen Orchideen. Jena 1932. — Chatin, G. A., Anatomie comparée des végétaux. Plantes aquatiques et parasitaires. Paris 1856—1865. — Christoph, H., Beihefte zum Bot. Zentralbl., **38**, 1921. — Cortesi, F., Atti della società ital. Roma 1921. — Costantin, J. et Dufour, L., C. R. Ac. Sc., **173**, 1921. — Czapek, F., Jahrb. f. wiss. Bot., **29**, 1896. — Ders., Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol., **1**, 1902. — Demeter, K., Flora **116**, 1923. — Domin, K., Sitz.-Ber. d. k. Böhm. Ges. d. Wiss., II. Cl., 1915. — Drude, O., Die Biologie von *Monotropa hypopitys* L. und *Neottia Nidus-avis* L. unter vergleichender Hinzuziehung anderer Orchideen. Von der Universität Göttingen preisgekrönte Schrift. Göttingen 1873. — Ders., Engler-Prantl, IV, 1, Pirolaceae, 1897. — Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903. — Fries, E., Systema mycologicum, 3, **440**, 1832. — Fuchs, A. und Ziegenspeck, H., Botanisches Arch., **3**, 1923. — Fürth, P., Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, **129**, 1920. — Gallaud, I., Rev. gén. d. Bot., **17**, 1905. — Hammarlund, C., Bot. Not. 1923. — Hofmeister, W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig 1849. — Holländer, St., Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Wurzelpilzen saprophytisch lebender Orchideen. Dissertation. Würzburg 1932. —

- Huber, B., Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss., **130**, Abt. 1, 1921. — Hüttig, W., Zeitschr. f. Bot., **24**, 1931. — Irmisch, Th., Flora, **13**, 1855. — Janse, I. M., Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, **14**, 53, 1896. — Kamienski, F., Extr. d. mém. d. l. soc. nat. et math. de Cherbourg, **24**, 1882. — Kinzel, W., Frost und Licht als beeinflussende Kräfte der Samenkeimung. Stuttgart 1913. — Kniep, H., Zeitschr. f. Bot., **13**, 1921. — Koch, L., Jahrb. f. wiss. Bot., **13**, 1882. — Köhler, E., Beiträge zur Kenntnis der vegetativen Anastomosen der Pilze, I. Planta, **8**, 1929. — Kusano, S., Journ. Agric. Coll., **4**, 1. Tokyo 1911. — Magnus, W., Jahrb. f. wiss. Bot., **35**, 1900. — Masui, Kôki, Mem. Coll. Sc. Kyôto, Imp. Univ. Sér. B, **3**, 1927. — Mc. Dougal, D. T., Ann. of Bot., **4**, 1899. — Ders. and Lloyd, F. E., Bull. of the New York Bot. Gard. 1900. — Melin, E., Svensk Bot. Tidskr., **16**, 1922. — Ders., Svensk Bot. Tidskr., **17**, 1923. — Ders., Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Stockholm 1925. — Müller, K., Bot. Ztg., **5**, 1847. — Neger, F., Biologie der Pflanzen, Stuttgart 1913. — Noack, R., Bot. Ztg., **47**, 1889. — Oliver, F. W., Ann. of Bot., **4**, 1890. — Peklo, J., Bull. int. Ac. Sc. de Bohême, **13**, 1908. — Peltriset, C. N., Journ. d. Bot., **18**, Paris 1904. — Peyronel, B., Bull. trim. de la soc. mycol. de France, **37**, 1921. — Pregl, F., Die quantitative Mikroanalyse. Berlin 1923. — Rayner, M. C., Ann. of Bot., **29**, 1915. — Ders., Bot. Gazette, **73**, 1922. — Rexhausen, L., Beitr. z. Biol. d. Pil., **14**, 1920. — Rossée und Morgenstern, v., Chem. Ztg., **32**, 1927. — Rylands, T. G., The Phytologist, **1**, London 1842. — Schacht, H., Beiträge zur Anat. und Physiologie der Gewächse. IV. Zur Entwicklungsgeschichte der *Monotropa*, Berlin 1854. — Schreiner, O., Science, **36**, 1912. — Ders. und Shorey, E. C., U. S. Dep. of Agric. Bur. of Soils. Bull., **74**, 1910. — Shibata, K., Jahrb. f. wiss. Bot., **37**, 1902. — Solms-Laubach, H., Bot. Ztg., **32**, 1874. — Stahel, G., Jahrb. f. wiss. Bot., **49**, 1911. — Stahl, E., Jahrb. f. wiss. Bot., **34**, 1900. — Stoklasa, J., Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen, **56**, 1930. — Ternetz, Ch., Jahrb. f. wiss. Bot., **44**, 1907. — Velenovsky, J., Bull. int. Ac. Sc. Bohême, **10**, 1905. — Ders., Vergleichende Morphologie der Pflanzen, II. Teil, Prag 1907. — Wolff, H., Jahrb. f. wiss. Bot., **66**, 1927. — Ziegenspeck, H., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **40**, 1922.
-

Über Baueigentümlichkeiten der Infloreszenzen einiger tropischer Gräser.

(Ergebnisse der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der
Deutschen Wissenschaft 1929/30.)

Von **Johannes Helm** (Halle/Saale).

Mit 17 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Die Blütenstände der Gramineen haben von jeher ein besonderes Interesse auf sich gelenkt, vor allem bildete die Frage nach der morphologischen Deutung der stark reduzierten Einzelblüten lange Zeit ein zentrales Problem. Kaum Beachtung fand indes die Ausbildung besonderer Hülleinrichtungen für die reifenden Grasfrüchte, wie sie in ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen anzutreffen sind. Mit Hilfe der Methode des morphologischen Vergleichs ist es möglich, eine ganze Stufenleiter von Graden größerer und geringerer Vollkommenheit des erreichten Schutzes aufzustellen, da es sich bei diesen Hülleinrichtungen keineswegs um sporadische Neubildungen, sondern um eine zweckentsprechende, mehr oder weniger starke Umbildung typischer Bestandteile der Grasinfloreszenzen handelt.

Einerseits kann nämlich die Infloreszenzachse selbst (und zwar mehr oder weniger ausschließlich) durch eine nach zwei verschiedenen Richtungen tendierende Umbildung die Hüllfunktion übernehmen, andererseits kann diese Funktion auch von Organen der Achse (Blättern verschiedenster Herkunft, Hoch-, Deck- und Hüllblättern) ausgeübt werden. Dafür sollen im folgenden an Hand einiger tropischer Gräser Beispiele gegeben werden, die, soweit es das mir zur Verfügung stehende Material erlaubt, auch entwicklungsgeschichtliche Belege finden werden.

Das Material für diese Untersuchung verdanke ich Herrn Professor Troll, der es anlässlich der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft selbst im Malayischen Archipel sammelte und es mir bereitwilligst zur Verfügung stellte. Dafür, sowie für Gewährung eines Arbeitsplatzes in seinem Institut

und seine stets wohlwollende Förderung möchte ich ihm an dieser Stelle meinen ergebensten Dank aussprechen. Außerdem gilt mein besonderer Dank der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft für Gewährung der wirtschaftlichen Basis.

Da die Infloreszenzen der Gräser infolge ihres zusammengesetzten Aufbaues und der oft reichen Verzweigung ihrer Achsen dem Verständnis besondere Schwierigkeiten bereiten, die durch eine unzweckmäßige, mit dem morphologischen Befund durchaus nicht immer übereinstimmende Terminologie noch vermehrt werden, dürfte es sich für die folgenden Darlegungen als zweckmäßig erweisen, vorerst eine Bestimmung der zur Verwendung gelangenden Begriffe zu geben.

Die Grundlage der Gramineen-Infloreszenz bildet die unscheinbare Grasblüte, die im „Normalfall“ und bei zwittriger Ausbildung aus drei Staubblättern, einem Fruchtknoten, und den beiden Lodiculae besteht, zu denen sich noch zwei Spelzen (Deck- und Vorspelze) gesellen, die insgesamt einer stark verkürzten Achse höherer Ordnung ansitzen. Eine je nach den Objekten verschieden große Anzahl solcher Einzelblüten tritt zur Bildung einer Teilinfloreszenz, dem sogenannten „Ährchen“, zusammen, indem sie sich zweizeilig, einander alternierend, an einer Achse nächst niederer Ordnung derart anordnen, daß ihre Deckspelzen zugleich Deckblätter der nunmehrigen Hauptachse sind, die wiederum die einzelnen Blüten als Achselsprosse trägt. Hierzu kommen noch eine bei den einzelnen Arten verschieden große Anzahl von Hüllspelzen, die sich als achselsproßlose basale Deckspelzen der Ährchenachse erweisen und den Teilblütenstand mehr oder weniger vollständig einhüllen. Wie es von *Lolium*-Arten her bekannt ist, treten in analoger Weise wie sich die Einzelblüten zu Ährchen anordnen die mehr oder weniger gestielten Ährchen zur Bildung der „Ähre“ zusammen; lediglich mit dem Unterschied, daß die nunmehrige Hauptachse, die Ährenachse, im ausgebildeten Zustande keine Deckblätter besitzt. Nur in ganz wenigen Fällen (vgl. Goebel 1884) kommen solche noch zur Anlage, nicht aber zur Ausbildung.

Für einen derartig ausgebildeten Blütenstand trifft, streng genommen, die Bezeichnung „Ähre“ schon nicht mehr zu; da er bereits eine aus Ähren in ährenartiger Anordnung zusammengesetzte Infloreszenz höherer Ordnung vorstellt. Noch viel komplizierter gestaltet sich der Fall bei gar nicht so selten eintretender Reduktion der Blüten in den Ährchen, vor allem bei Unterdrückung der oberen oder unteren Blüten und gleichzeitiger Terminalstellung der obersten Blüte, wodurch dann das morphologische Bild einer mehr oder weniger verzweigten Traube bzw. Rispe entsteht. Überhaupt ist der Übergang von rein ährenartiger Ausbildung einer Infloreszenz zur traubenartigen bei den einzelnen Arten und Gattungen durchaus fließend, wenn es sich anfangs auch nur um ganz minimale Achsenstücke, gestauchte Internodien, handelt. Derartige Ähren können abermals zur Bildung einer Infloreszenz höherer Ordnung, einer „Gesamtinfloreszenz“, zusammentreten, wie wir es beispielsweise bei *Stenotaphrum subulatum* Trin. antreffen werden, wo sich an einer Hauptachse Ähren wiederum ährenartig anordnen. Damit ist unter Außerachtlassung der zahlreichen Komplikationen, die sich aus der Verzweigung der Haupt- und Nebenchachsen ergeben, im Prinzip der Bauplan einer Gramineen-Infloreszenz aufgezeigt, zugleich aber auch die Reformbedürftigkeit der üblichen Terminologie dargetan.

Es ist naturgemäß zweck- und bedeutungslos für irgend ein kleines Teilgebiet diesen Fragenbereich zu ordnen; dies kann nur allgemein und auf breiterer

Basis erfolgen, eine Arbeit, die bereits von anderer Seite in Angriff genommen ist. Aus diesem Grunde wird trotz der erkannten und vorerwähnten Mängel die bisherige Terminologie bis zu einer Neuregelung wohl oder übel vorerst noch beibehalten werden müssen, und zwar für das Folgende im vorerwähnten Sinne.

So außergewöhnlich gestaltet und stark spezialisiert zumindest einzelne der zu betrachtenden Grasinfloreszenzen auf den ersten Blick erscheinen mögen, so lassen sie sich doch sämtlich durch eine Reihe von Übergangsstufen auf den typischen Bau der Grasinfloreszenzen zurückführen. Mit dieser Feststellung ist uns zugleich der Gang der folgenden Darstellung gegeben, sowohl in der ersten Gruppe, die die Infloreszenzen umfassen soll, deren Früchte mehr oder weniger ausschließlich von den Infloreszenzachsen selbst geschützt werden, als auch in der zweiten Gruppe von Infloreszenzen, wo der Schutz der Früchte von mehr oder weniger modifizierten Blättern übernommen wird durch Bildung kapselartiger Behälter. Daß dennoch beide Gruppen keineswegs einander unvermittelt gegenüberstehen, sondern durch Übergänge miteinander verbunden sind, wird die Besprechung der Infloreszenz von *Thuarea involuta* R. Br. erkennen lassen. Die Formen der 1. Gruppe sind bisher noch nicht entwicklungsgeschichtlich untersucht oder überhaupt morphologisch analysiert worden. Bei den Vertretern der 2. Gruppe ist dies bereits weitgehend der Fall, weshalb sie hier kürzer behandelt werden sollen.

1. Gruppe.

Monerma Beauv., *Stenotaphrum* Trin., *Rottboellia* L. f., *Paspalum* L.,
Thuarea Pers.

a) *Monerma repens* Beauv.

Es dürfte vorteilhaft sein als Ausgangspunkt oder — wenn man so will — als „Normaltyp“ eine allgemein bekannte Infloreszenz von möglichst einfachem Bau zu wählen. Eine Form etwa, wie wir sie in der Gattung *Lolium* L. antreffen, wo einer völlig unverzweigten Infloreszenzachse die einzelnen Ährchen in der für die Gräser typischen distichen Anordnung ansitzen. Bereits bei den einzelnen *Lolium*-arten ist die Infloreszenzachse in ihrer Gesamtlänge durchaus nicht gleichmäßig ausgebildet, sondern zeigt, beginnend an den Ansatzstellen der Ährchen, jeweils eine seichte Einbuchtung, die sich bis zur Höhe des Ansatzes des folgenden, gegenüberliegenden Ährchens langsam verläuft und wieder ausgleicht. Durch dieses Verhalten kommen an den Ansatzstellen der Ährchen die sogenannten „Auszählungen der Spindel“ zustande.

In diesen Baueigentümlichkeiten der Infloreszenzachse von *Lolium* finden wir bereits im Prinzip die Grundzüge des Bauplanes der ersten

hier zu besprechenden Infloreszenz angedeutet. Denn denkt man sich den bei *Lolium* im Verhältnis zur Ährchengröße relativ geringen Durchmesser der Infloreszenzachse unter Beibehaltung seiner Form allseitig gleichmäßig vergrößert und die Ährchengröße annähernd beibehalten, so gelangt man zu Verhältnissen, wie wir sie bei *Monerma repens* verwirklicht finden. Zur besonderen Verdeutlichung dessen mag uns Fig. 1 dienen, die Ausschnitte und einen Querschnitt der Infloreszenz jenes Grases wiedergibt. Die einfach gebaute Ähre besteht aus einer

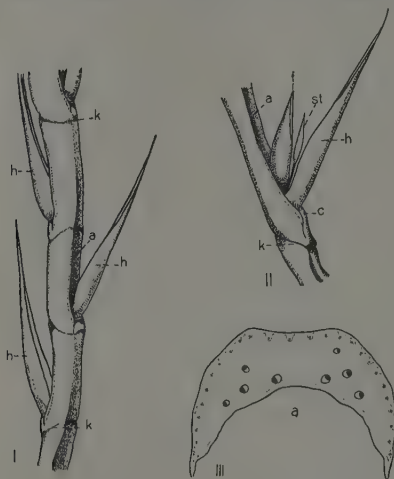


Fig. 1. *Monerma repens* Beauv. I = Teilstück einer Infloreszenz, II = Ansatzstelle eines Ährchens, III = Querschnitt durch die Mitte eines Gliedes der Infloreszenzachse. *h* = Knotenfläche, *h* = (äußere) Hüllspelze, *f* = fertile, *st* = sterile Blüte des Ährchens, *a* = Höhlung der Infloreszenzachse, *c* = Callus.

gegliederten Achse mit abwechselnd nach rechts und links geneigten Knotenflächen (Fig. 1 I, *k*), letztere eine Folge ungleichen Streckungswachstums und der zweizeiligen, an jedem Knoten aber nur einseitig erfolgten Anlage der zu Ährchen werdenden Achsel sprosse. Unsere besondere Beachtung verdient die an jedem Achsenglied abwechselnd rechts bzw. links befindliche einseitige Einsenkung (*a*); der Querschnitt durch die Mitte eines Achsengliedes (Fig. 1 III) läßt deren beträchtliche Tiefe erkennen, die sich basalwärts sogar noch steigert, während sie nach dem oberen Gliedrande zu abnimmt (Fig. 1 I, II, *a*). In jeder solchen Achsenhöhlung,

die nach außen von der stark und lederartig entwickelten äußeren Hüllspelze (Fig. 1 I, II, *h*) vollständig abgeschlossen wird, liegt das zugehörige (reduzierte) Ährchen bzw. die spätere Frucht eingebettet. (Die sich auf höher geführten Achsenquerschnitten langsam ausgleichende leichte Vertiefung der Infloreszenzachse auf der der Höhlung gegenüberliegenden Seite (Fig. 1 III) kommt dadurch zustande, daß bis zum Zustand der Reife die annähernd bis auf das Doppelte einer Internodienlänge vergrößerte äußere Hüllspelze der Infloreszenzachse fest angedrückt bleibt.) Obwohl, wie Fig. 1 III zeigt, jedes einzelne Achsenglied dorsiventral ge-

baut ist, kann man doch keineswegs von einer Dorsiventralität der Infloreszenz sprechen, da zwar sämtliche Glieder den gleichen Bau zeigen, zwei benachbarte aber jeweils eine Drehung um 180° erfahren haben.

Daß der Bau der Gesamtinfloreszenz von vornherein nicht dorsiventral ist, lehrt auch die Entwicklungsgeschichte. An einem langgestreckten, walzenförmigen Vegetationskegel beginnen sich in akropetaler Richtung an zwei gegenüberliegenden Seiten die Anlagen der Ährchen in Form zunächst noch wenig hervortretender kleiner Höcker

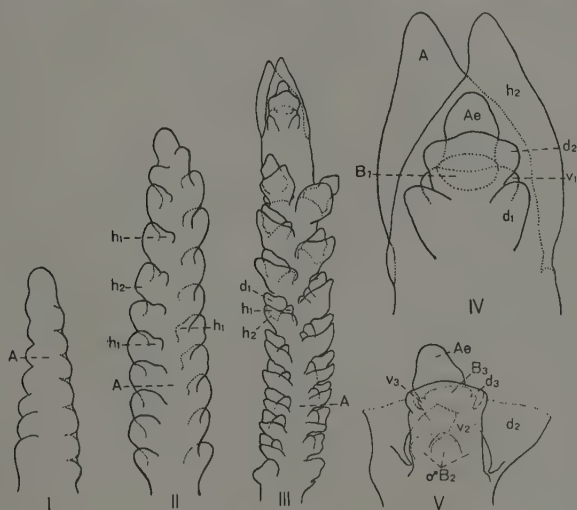


Fig. 2. *Monerma repens* Beauv. I—III = Aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung einer Infloreszenz, IV = Terminalstück einer Infloreszenz, V = das von der 2. Deckspelze umhüllte Ende der Ährchenachse. A = Hauptachse der Infloreszenz, Ae = Ende der Ährchenachse, B_2 , B_3 = 2., 3. Blüte des Ährchens, d_1 , d_2 , d_3 = Deckspelze der 1., 2., 3. Blüte, v_1 , v_2 , v_3 = Vorspelze der 1., 2., 3. Blüte, h_1 , h_2 = 1., 2. Hüllspelze.

auszugliedern (Fig. 2 I). Auf einem Folgestadium (Fig. 2 II) wird die nach erfolgter Anlage einsetzende Förderung der mittleren Achsenregion besonders deutlich. An diesen Stellen beginnen die Ährchenanlagen bereits die ersten und zweiten Hüllspelzen abzugliedern (Fig. 2 II h_1 , h_2), indes an den beiden Enden der Infloreszenz die Ährchenanlagen noch völlig ungegliedert sind. Später verschiebt sich die geförderte Zone zugunsten der terminalen Achsenpartie, wie aus Fig. 2 III ersichtlich ist, und die Ausbildung der Ährchenanlagen erfolgt von da ab in basipetaler Richtung. Diese Entwicklungsreihe zeigt für eine

Spezies besonders deutlich, daß sich das Voraneilen in der Entwicklung der terminalen, mittleren, in anderen Fällen auch basalen Infloreszenzregion, lediglich auf die Ausgestaltung und nicht auf die Anlage der Seitensprosse an der Hauptachse bezieht, wie schon Goebel (1894) im Gegensatz zu den Angaben von Trécul (1880), Wigand (1854) u.a. bemerkte. Allerdings ist ihm eine abermalige Änderung (Fig. 2 II, III) der Entwicklungsfolge im Entwicklungsgang ein und derselben Pflanze noch nicht bekannt gewesen.

Physiologisch sind diese Verhältnisse noch ungeklärt, da der Goebelschen Annahme einer verschieden großen und raschen Stoffzufuhr die anatomischen Verhältnisse entgegenstehen. Gerade bei dem der Fig. 2 III zugrunde liegenden Objekt besaß nur die Basalregion der Infloreszenzanlage bereits differenzierte Xylemprimanen, die an sich eine stärkere Stoffversorgung des betreffenden Abschnittes verständlich machen könnten. In den geförderten Regionen hingegen waren die Gefäßbündel noch rein prokambial. Offenbar liegen hier ähnliche hemmende Einflüsse vor, wie sie sich sowohl bei *Monerma repens* als auch bei einer großen Zahl anderer Gramineen in noch gesteigerterem Maße geltend machen und sogar zum Wachstumsstillstand und zur Verkümmern von bereits mehr oder weniger vollständig angelegten Organen führen (vgl. S. 60).

Die Figuren der Abb. 2 lassen weiter erkennen, daß die Ausbildung der Höhlungen an den Infloreszenzgliedern erst relativ spät, in der Phase des Streckungswachstums, erfolgt im Zusammenhang mit der anfangs erheblich gesteigerten Entwicklung der zu Ährchen werdenden Achselsprosse und der Hemmung des Internodienwachstums überhaupt. Bezüglich der Entwicklung der Ährchen selbst zeigen sich wiederum engere Beziehungen zu dem Ausgangsobjekt *Lolium*. Hier wie dort ist, obwohl angelegt, im ausgebildeten Zustand die innere, der Achsel zugekehrte Hüllspelze (h_1) verloren gegangen; für die Gattung *Monerma* wohl verständlich, da die besonders umgestaltete Achse der Infloreszenz ihre Funktion in sehr vollkommener Weise übernommen hat.

Das Diagramm eines Ährchens zeigt Fig. 3 XI. Darin kommt zum Ausdruck, daß die Ährchen von *Monerma repens* in der Regel einblütig sind, diese eine Blüte aber nicht terminalständig ist, sondern der Ährchenachse seitlich ansitzt. Neben ihr kommt eine kurzgestielte, bei flüchtiger Betrachtung anscheinend lediglich auf eine kleinbleibende, weichhäutige Deckspelze reduzierte zweite Blüte vor (vgl. Fig. 1 II st). Eingehendere Betrachtung zeigt hingegen, daß in dieser sterilen Blüte ein noch ziemlich kompliziert gebautes Achsenende eingeschlossen liegt

(vgl. Fig. 2 V), auf dessen Bau noch zurückzukommen sein wird. Daß ein derartig gebautes Ährchen durchaus als reduziertes Loliumährchen aufzufassen ist, zeigt neben der sogleich zu erwähnenden Entwicklungsgeschichte das gelegentliche Auftreten weiterer Zwischenformen. Besonders an der Basis stark entwickelter Ähren ist neben der normalen

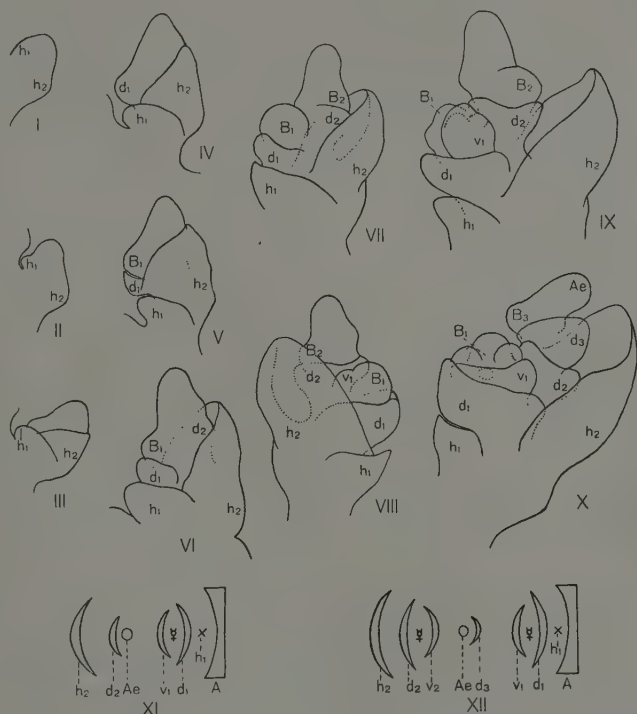


Fig. 3. *Monerma repens* Beauv. I—X = Aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung eines Ährchens, XI, XII = Diagramm zweier verschieden stark reduzierter Ährchen. h_1, h_2 = 1., 2. Hüllspelze, d_1, d_2, d_3 = Deckspelze der 1., 2., 3. Blüte, v_1, v_2 = Vorspelze der 1., 2. Blüte, B_1, B_2, B_3 = 1., 2., 3. Blüte, Ae = Ende der Ährchenachse, A = Infloreszenzachse.

zwittrigen Blüte öfters noch eine zweite, ebenso gebaute und kurzgestielte Blüte anzutreffen, an deren Basis erst, ebenfalls mit einem kurzen, bandförmigen Stiel versehen, die reduzierte sterile Blüte als dritte Blüte ansitzt (vgl. Fig. 3 XII).

Noch eindeutiger veranschaulicht die tatsächlich erfolgte Reduktion der Ährchen deren Entwicklungsgeschichte (Fig. 3). Ein Vergleich

der einzelnen, aufeinanderfolgenden Stadien zeigt, daß die im ausgebildeten Zustand fehlende innere Hüllspelze anfangs durchaus normal als erste Ausgliederung des Achselsprosses angelegt wird (Fig. 3 I, II h_1), gar bald aber in der Entwicklung gegenüber der zweiten, äußeren Hüllspelze (h_2) zurückbleibt (Fig. 3 II, III) und schließlich ihr Wachstum gänzlich eingestellt (Fig. 3 IV—X). Während in den Achseln dieser beiden erstangelegten Blattanlagen (h_1, h_2) keine Achselsprosse zur Entwicklung gelangen (sterile Hüllspelzen), erfolgt eine solche in der Achsel des dritten Blattes (d_1, B_1) sehr bald nach seiner Anlage (Fig. 3 V—X). Dieser Achselsproß gestaltet sich zur meist einzigen fertilen Blüte des Ährchens aus (Fig. 3 IX, X). Inzwischen fährt die Ährchenachse fort, erneut Blattanlagen und Achselsprosse zu bilden (Fig. 3 VI—X d_2, d_3, B_2), die jedoch normalerweise keine fertilen Blüten liefern, wenn auch ihre Entwicklung sehr oft bis zur Ausgliederung der männlichen Blütenorgane fortschreiten kann (vgl. Fig. 2 V).

Da diese oberhalb der zweiten noch zur Ausbildung gelangenden Deckspelze (d_2) befindlichen Ährchenabschnitte im weiteren Verlaufe der Ausbildung des Ährchens einen gänzlichen Entwicklungsstillstand erfahren, jedoch nicht absterben, waren sie in allen untersuchten Fällen an der Basis der reduzierten, sterilen Blüte noch vollständig nachweisbar. Fig. 2 V zeigt eine solche äußerlich anscheinend sehr einfach gebaute sterile Blüte aus einem Ährchen nahe der Basis der Infloreszenz. Hier ist außer der völlig entwickelten, auf der vom Beschauer abgewendeten Seite der Ährchenachse gelegenen Blüte (B_2) noch eine dritte Blüte (B_3) mit ihrer Deckspelze (d_3) und ihrer Vorspelze (V_3) zur Anlage gelangt. Sogar am darüber hinausragenden Achsenende (Ac) deutet sich eben die Anlage von einer weiteren Deckspelze an, die aber ebenso wie der gesamte von d_2 eingeschlossene Ährchenkomplex keine Weiterbildung erfährt und dadurch die erst sekundär erfolgte Reduktion der Blüten in den Ährchen von *Monerma repens* dartut. Die Reduktion in der Ausbildung der sterilen Blüte kann in anderen Fällen (besonders nahe der Infloreszenzspitze schwach entwickelter Ähren) noch stärker sein, sodaß vom Deckblatt d_2 nur noch ein winziges Rudiment mit eingeschlossenem, fast ungegliedertem Achsenende erhalten bleibt, während auffälligerweise die als bandförmiger, schwacher Stiel ausgebildete Ährchenachse stets nur eine geringe Reduktion ihrer Länge erfährt.

Die „Einblütigkeit“ der Ährchen wird von Hackel (1887) zur Bestimmung der Gattung *Monerma* verwendet, trifft aber, wie dargelegt, nur für eine makroskopische Betrachtung zu. Das Gleiche gilt für die

ebenfalls dort gemachte Angabe, daß das „Terminal“ährchen im Gegensatz zu den seitenständigen zwei Hüllspelzen besitze. Diese zweite Hüllspelze stellt¹⁾ lediglich die hüllspelzenartig entwickelte, leicht ausgehöhlte Spitze der Infloreszenz dar. Die Spitze von Fig. 2 III ist in Fig. 2 IV vergrößert wiedergegeben. Vom Beschauer abgewendet liegt das muldenförmig gestaltete Ende der Infloreszenzachse (A), dem in normaler Lagerung der Komplex der untersten Blüte (d_1, v_1) des achselständigen Ährchens anliegt. Getrennt durch die Ährchenachse (Ae) liegt nach vorn zu die in Anlage begriffene zweite Blüte (d_2), die, wie die gesamte Ährchenanlage, von der äußeren Hüllspelze (h_2) überdacht wird.

Wäre dem nicht so, so müßte sich auf diesem Entwicklungsstadium außerhalb der „zwei“ Hüllspelzen das Ende der Primärachse noch nachweisen lassen, was nicht der Fall ist. Der eindeutigen Stellung der beiden Hüllspelzen zueinander dürfte genügend Beweiskraft für die dargelegte Auffassung zukommen.

Das Freiwerden der Früchte erfolgt bei *Monerma repens* durch Abstreifen der Hüllspelze (h_2) von der Infloreszenzachse, wobei gleichzeitig das gesamte Ährchen etwas aus der Achsenhohlung herausgehoben wird (vgl. Fig. 1 II). Bewerkstelligt wird diese Spreizbewegung bei der Starrheit und Derbheit der äußeren Hüllspelze dadurch, daß nahe ihrer Basis eine Art Gelenk ausgebildet ist. An der gesamten, nach außen zu gelegenen Peripherie der Hüllspelze unterbleibt in einer Zone sehr geringer Längserstreckung die Ausbildung des subepidermalen Festigungsmantels.

b) *Stenotaphrum* Trin.

Untersucht wurden zwei Arten, *St. subulatum* Trin. und *St. americanum* Schrank.

Die Gestaltung der Infloreszenzachse bei *St. subulatum* läßt sich ohne weiteres an die bei *Lolium*-arten und *Monerma repens* angetroffenen Verhältnisse anschließen. Auch hier besitzt die leicht gegliederte Hauptachse der Infloreszenz an jedem Knoten entsprechende Einsenkungen (a), die sich je nach der Länge des zugehörigen und zu schützenden Achselsprosses über 1—2 Internodien erstrecken. Deren Tiefe hält ungefähr das Mittel zwischen der bei *Lolium* und *Monerma* angetroffenen, wie aus einem Vergleich der durch die Internodienmitten geführten Querschnitte (Fig. 1 III und Fig. 4 IX a) hervorgeht. Ein Unterschied besteht nur insofern, als diese Höhlungen nicht von Ährchen, sondern von ährenförmigen Partialinfloreszenzen ausgefüllt werden. Wir haben also in *St. s.* eine aus Teilähren ährenförmig zusammengesetzte In-

1) wenn man nicht Terminalständigkeit des Endährchens annehmen will.

floreszenz, eine Gesamtinfloreszenz, vor uns. In Fig. 4 VII ist eine dieser in der Regel aus 2—5 Ährchen bestehenden Teilähren wiedergegeben. Mit Ausnahme der in Nähe der Infloreszenzbasis gelegenen Partialinfloreszenzen nimmt die Anzahl der an letzteren vorhandenen Ährchen nach der Spitze der Infloreszenz zu bis auf 2 ab. Mitunter lassen sich, wie in Fig. 4 VII (*rÄ*) dargestellt, die reduzierten Ährchen noch in Form

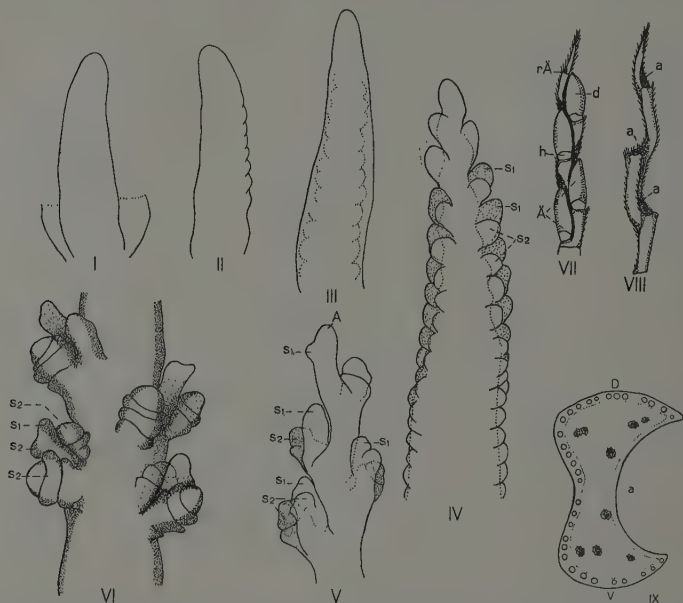


Fig. 4. *Stenotaphrum subulatum* Trin. I—VI = Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Infloreszenz, VII = ährenförmige Partialinfloreszenz, VIII = Achse derselben nach Entfernen der Ährchen, IX = Querschnitt durch die Hauptachse der Infloreszenz. D = Dorsalseite, V = Ventralseite, a = Höhlung der Infloreszenzachse, A = Ährchen, *rÄ* = reduziertes Ährchen, h = Hüllspelze, d = Deckspelze, *s*₁, *s*₂ = Seitenachse 1., 2. Ordnung.

winziger Schüppchen nachweisen. Besondere Beachtung verdient im Zusammenhang mit später zu besprechenden Objekten die schuppenförmige Ausgestaltung des Endes der Sekundärachse (Fig. 4 VII, VIII), wodurch das oberste Ährchen seitlich gedeckt und geschützt wird.

Der Bau einer solchen Infloreszenzachse zweiter Ordnung ist nach Entfernung der Ährchen aus Fig. 4 VIII ersichtlich. Im Prinzip ist der Bau der gleiche, wie bei der Infloreszenzhauptachse, nur er-

scheint die Nebenachse infolge der relativen Kürze ihrer Internodien und der dorsiventralen Stellung der Ährchen wie gedreht, da sich an ihr außer der Ausgestaltung als Schutzorgan für die Ährchen gleichzeitig noch der Übergang von der bilateralen Symmetrie zur dorsiventralen auswirkt, eine bei den Infloreszenzen der Gräser häufig zu beobachtende Erscheinung (vgl. Goebel 1884). Deutlich zeigt sich dies in Fig. 4 VII dadurch an, daß die Ährchen nicht mehr wie bei *Monerma repens* an zwei diametral gegenüberliegenden Seiten, sondern, einander genähert, auf einer Seite der Achse, der Ventralseite, angeordnet sind. In bedeutend schwächerem Grade wirkt sich die dorsiventralsymmetrie auch bereits an der Infloreszenzhauptachse aus. Die beiden Reihen von Partialinfloreszenzen stehen ebenfalls nicht einander diametral gegenüber, sondern sind auf einer Seite mehr genähert, sodaß eine Ventralseite (V) von geringerer Flächengröße einer Dorsalseite (D) von größerem Flächenausmaß gegenübersteht. (vgl. Querschnitt Fig. 4 IX).

Die Entwicklungsgeschichte von *St. s.* zeigt (Fig. 4 I—VI), daß die Dorsiventralität der Infloreszenz nicht erst im Laufe der Entwicklung erworben wird, sondern daß der Blütenstand bereits in dieser Form angelegt wird. Die Entwicklung nimmt auch hier ihren Ausgang von einem walzenartigen Vegetationskegel (Fig. 4 I), auf dessen Ventralseite, einander genähert, die Achsen der Partialinfloreszenzen als kleine alternierend stehende Höcker angelegt werden (Fig. 4 II—IV s_1), die unter Förderung des oberen Drittels der Infloreszenzanlage bei gleichzeitig gehemmtem Internodienwachstum schnell heranwachsen und in akropetaler Folge alsbald mit der Abgliederung der zu Ährchen werdenden Seitenachsen zweiter Ordnung (s_2) beginnen. Die aufeinanderfolgenden Stadien sind aus den Figuren IV—VI der Abb. 4 ersichtlich. Genau wie im Falle von *Monerma repens* erfolgt auch hier die Ausbildung der Einstülpungen an den Primär- wie Sekundärachsen der Infloreszenz erst relativ spät.

St. americanum unterscheidet sich von der soeben betrachteten Art in doppelter Hinsicht. Einmal ist die bei *St. s.* nur gering ausgeprägte Dorsiventralität der Gesamtinfloreszenz hier wesentlich gesteigert. *St. a.* besitzt eine beinahe bandförmige, ungliederte Infloreszenzachse von knorpelartiger Beschaffenheit mit sehr breiter, leicht gewölbter Rückenfläche und einer etwas stärker nach außen hervortretenden Bauchfläche. Eine Vorstellung vom Bau der Infloreszenz vermitteln die Figuren I und II der Abb. 5, die junge Infloreszenzen wiedergeben. Einen weiteren Einblick in den Aufbau des Blütenstandes gewähren die

Querschnitte der Fig. 5 (VI—IX), die gleichzeitig eine Vorstellung davon geben, wie tief die Partialinfloreszenzen in die Bauchseite eingesenkt liegen (a). (Dabei wurden bei den letzten drei Querschnitten der besseren Einsicht wegen die Ährchen nicht mit eingezeichnet.) Die Seitenflächen der Infloreszenzhauptachse, die bei *St. s.* (Fig. 4 IX) noch die Hauptmasse der Achsenoberfläche ausmachten, sind hier völlig ge-

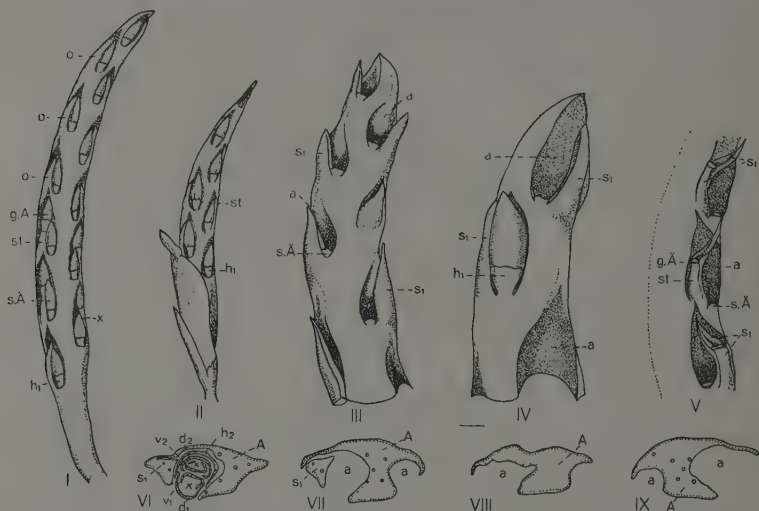


Fig. 5. *Stenotaphrum americanum* Schrank. I, II = junge Infloreszenzen, III, IV = Spitzen von Infloreszenzen nach Entfernung der (sitzenden) Ährchen, V = Teilstück aus der Mitte der Infloreszenz nach Entfernung der Ährchen, VI—IX = Querschnitte durch eine junge Infloreszenz. A = Hauptachse der Infloreszenz, s₁ = Seitenachse 1. Ordnung, a = Höhlung der Infloreszenzhauptachse, sÄ, gÄ = sitzendes, gestieltes Ährchen bzw. deren Ansatzstellen, h₁, h₂ = 1., 2. Hüllspelze eines Ährchens, d₁, d₂ = Deckspelze der 1., 2. Blüte, v₁, v₂ = Vorspelze der 1., 2. Blüte, st = Stiel des gestielten Ährchens, übrige Bezeichnungen im Text erläutert.

schwunden und werden nur noch durch die Ränder der aneinander stoßenden Rücken- und Bauchflächen angedeutet.

Besondere Beachtung verdient in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß an den Stellen, wo Ährchen der Achse eingesenkt liegen, diese jeweils entsprechend rechts oder links auf eine schmale flügelartige Zone reduziert wird (Fig. 5 VI—IX). Einer äußerlich ähnlichen Bildung, die allerdings auf andere Weise, nicht durch Einstülpung zustande kommt, werden wir bei der Gattung *Paspalum* begegnen.

Das zweite unterscheidende Merkmal gegenüber *St. s.* geben die Partialinfloreszenzen selbst ab. Während diese bei *St. s.* von Ähren gebildet werden, die in der Regel aus 4—5 Ährchen bestehen, deren Anzahl lediglich nahe der Spitze der Hauptinfloreszenz sich auf zwei reduziert, ist letzteres Verhalten für *St. a.* Maximalform der Ausbildung. Leider stand mir entsprechendes Material von *St. a.* nicht zur Verfügung, um auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu prüfen, ob sich, ähnlich wie bei *Monerma repens*, bezüglich der Ährchen auch hier eine Reduktion aus reicherblütigen Teilähren noch nachweisen ließe.

Daß eine Reduktion der Partialinfloreszenzen aber sehr wahrscheinlich ist, darauf deuten folgende Besonderheiten der Infloreszenz von *St. a.* hin. Einmal macht überhaupt erst ein Vergleich mit den bei *St. s.* angetroffenen Verhältnissen ein verständnisvolles Eindringen in den Bau der Partialinfloreszenz und die Stellungsverhältnisse ihrer Ährchen möglich. Denn diese stellen sich bei flüchtiger Betrachtung als ein sogenanntes „sitzendes“ (Fig. 5 I s. Ä.) und ein terminalständiges „gestieltes“ Ährchen (*g. Ä., st.*) dar, deren Beziehungen, ja sogar Übereinstimmung mit einfachen ährenförmigen Partialinfloreszenzen sonst nicht ohne weiteres offensichtlich sind. Noch weniger verständlich wäre ohne Kenntnis der Verhältnisse bei *St. s.* der bei *St. a.* gar nicht so seltene Fall der Reduktion der Ährchen der Partialinfloreszenz auf ein einzelnes (vgl. Fig. 5 I—IV). Ist ein solcher eingetreten, so findet sich neben dem Ährchen, ebenfalls in die Vertiefungen (*a*) der Achse mit eingebettet, eine spelzen- bis dornförmige Bildung von annähernd Ährchengröße, die auf der dem Ährchen zugewandten Seite eine Einstülpung besitzt. Deutlich sind diese Bildungen in Fig. 5 I bei *O*, sowie in Fig. 5 III und IV bei *s*₁ zu erkennen, wobei bei den zwei letzten Figuren des besseren Einblickes wegen die Ährchen entfernt wurden. In dieser dornförmigen Bildung haben wir das Ende der Achse der Partialinfloreszenz vor uns, und damit eine gleiche Bildung, wie wir sie bei *St. s.* bereits antrafen (vgl. die Spitzen der Fig. 4 VII und VIII). Nahe der Basis dieser Achse ist das einzige, sogenannte „sitzende“ Ährchen inseriert (*s. Ä.*).

Daß dem in der Tat so ist, beweist der Fall der Entwicklung beider Ährchen der Partialinfloreszenz. In Fig. 5 V ist ein Ausschnitt aus einem entsprechenden Abschnitt der Infloreszenz von *St. a.* wiedergegeben, an dem sämtliche Ährchen entfernt wurden. Dabei zeigt sich, daß ebenso wie im ersteren Falle als einziges das „sitzende“ Ährchen an der Basis des dornförmig entwickelten Achsenendes (*s*₁) ansaß, im letzteren Falle das „gestielte“ mit seinem Stiele ansitzt. Auch

jetzt ist das Ende der Partialinfloreszenz (s_1) seitlich neben dem „gestielten“ Ährchen gelegen und läuft in eine ähnliche dornförmige Bildung aus. Damit dürfte der Beweis für die vorerwähnten Behauptungen auch ohne Zuhilfenahme der Entwicklungsgeschichte erbracht sein, die außer der stärkeren Betonung der Dorsiventralität und der geringeren Ausbildung der Seitenachsen erster Ordnung durchaus der bei *St. s.* aufgezeigten gleichen dürfte.

Anhangsweise sei noch kurz erwähnt, daß als unterstes Ährchen der Partialinfloreszenz sowohl das der Hauptachse zugekehrte als auch das abgewendete entwickelt sein kann, wie es aus Fig. 5 V hervorgeht und durch die teils rechts, teils links vom sitzenden Ährchen befindliche Lage der Achse der Partialinfloreszenz dargetan wird. Als weitere Eigentümlichkeit sei noch vermerkt, daß die äußere Hüllspelze nur ein sehr kleinbleibendes, zartes Häutchen ist (h_1 , Fig. 5 I, II, IV), während die innere, in der Achsenhöhle verborgen liegende Hüllspelze kräftig entwickelt ist.

Nach dem Vorausgegangenen kommt der Schutz der reifenden Grasfrüchte bei *St. s.* und *St. a.* trotz der stärker ausgeprägten Dorsiventralität im Prinzip auf die gleiche Weise zustande wie bei *Monermarypens*, durch Einstülpungen an den Infloreszenzachsen; unterschiedlich ist nur, daß sich hier sowohl Hauptachsen als auch Nebenachsen erster Ordnung daran beteiligen.

c) *Rottboellia* L. f.

Die bei *Stenotaphrum americanum* angetroffenen reduzierten (aus Ähren hervorgegangenen) Partialinfloreszenzen leiten uns unmittelbar über zu den Verhältnissen in der Familie der *Andropogoneen*, speziell der tropischen Gattung *Rottboellia*. Kommen doch in dieser Gattung jedem Gliede der ährenartigen Infloreszenzen zwei Ährchen zu, die allgemein als „sitzendes“ oder „sekundäres“ und als „gestieltes“ oder „primäres“ Ährchen bezeichnet werden; Namen, die an sich wenig besagen, nur der Gattung den Nimbus eingebracht haben, abweichend gebaut zu sein; für uns jedoch, die wir bereits Kenntnis vom Bau der Infloreszenzen von *Stenotaphrum* haben, sinnerfüllt sind. Auch hier haben wir es mit einer stark reduzierten ährenförmigen Partialinfloreszenz zu tun, an deren Achse nahe der Basis als Achselsproß das sitzende Ährchen sich ausbildet, während die primäre Seitenachse (die Achse der Partialinfloreszenz) sich unter ein- bis mehrmaliger Gliederung (den Ansatzstellen unterdrückter Ährchenanlagen) zum Stiel des terminalständigen gestielten Ährchens ausbildet. Die synonymen Ausdrücke

„primäre“ oder „sekundäre Ährchen“ beziehen sich also auf die primären oder sekundären Achsen der Partialinfloreszenzen, denen die Ährchen terminalständig aufsitzen. Obige Auslegung ist m. W. noch nicht gegeben worden, auch von Hackel (1887) nicht, der die Entwicklungsgeschichte von *Erianthus ravennae* untersuchte, sich aber bloß auf eine kurze Angabe über deren Verlauf beschränkte. Die höchst eigenartige, etwas oberhalb der Achsengliedbasis erfolgte Insertion des sitzenden Ährchens läßt sich kaum anders als durch die oben gegebene Deutung erklären.

Auf Einzelheiten des entwicklungsgeschichtlichen Vorganges wird später noch einzugehen sein; hier sollte nur einleitend den beiden vorerwähnten Begriffen eine Sinnerfüllung gegeben werden.

Als relativ wenig modifizierte Form vermag uns *R. digitata* Sibth. direkte Anknüpfungspunkte an die bei den *Stenotaphrum*-Arten angetroffenen Verhältnisse zu bieten. Einige Glieder aus der Infloreszenz dieser Pflanze stellen die Figuren I und II der Abb. 6 dar, die zwei verschiedene Achsenstücke, von zwei einander gegenüberliegenden Seiten gesehen, zeigen. Daß dabei verschiedene Ansichten zustande kommen, weist auf dorsiventrale Ausbildung der Infloreszenz hin, die auch Querschnitte bestätigen. Die zweiblütigen, sitzenden Ährchen (s. Ä.) (mit einer der Achse zugekehrten zwittrigen und einer nach außen zu gelegenen rein männlichen Blüte) liegen ebenso, wie wir es bei *Stenotaphrum americanum* bereits voranden, mit dem zugehörigen gestielten Ährchen (g. Ä.) in Einsenkungen der Infloreszenzachse (A) eingebettet. Am ebenfalls zweiblütigen gestielten Ährchen ist besonders der gegliederte Stiel (st.) bemerkenswert, der zumeist aus zwei Gliedern besteht und durch seine Stellung zum sitzenden Ährchen sowie seine Inserierung die eingangs gegebene Auslegung als Achse einer ährenförmigen Partialinfloreszenz mit reduzierter Ährchenzahl bestätigt.

Was die Art des Ausstreuens der Früchte anbelangt, so scheint diese bei *R. digitata* noch nicht — zumindest nicht ausschließlich — in der für andere Rottboellien typischen Weise zu erfolgen, sondern zumeist noch in der für *Monerma repens* geschilderten: durch Abspreizen der äußeren Hüllspelze und gleichzeitiges leichtes Herausheben der Früchte aus der Achsenhöhlung. Darauf deuten einmal eine gelenkartige Bildung an der Basis jener Hüllspelze hin (Fig 6 I bei ×), sowie Erscheinungen beim Austrocknen von Alkoholmaterial; zum anderen besitzen die Glieder der Infloreszenzachsen von *R. digitata* im Gegensatz zu anderen Arten dieser Gattung zur Zeit der Fruchtreifung noch einen ziemlich festen Zusammenhang. Höchstwahr-

scheinlich erst im Zustand stärkster Austrocknung tritt bei *R. digitata* der Zerfall der Infloreszenzhauptachse in Einzelglieder ein¹⁾. Daß hierfür die anatomische Beschaffenheit der Achsen mit ausschlaggebend ist,

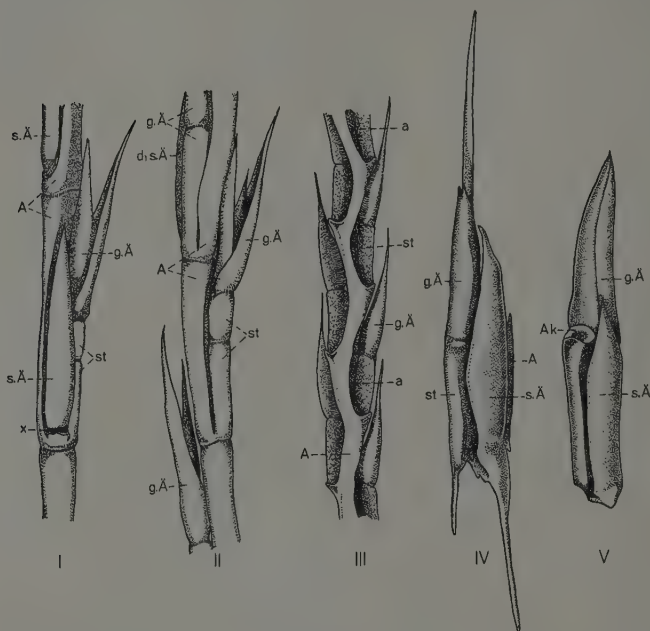


Fig. 6. *Rottboellia digitata* Sibth und *R. compressa* L. I, II = Teilstücke der Infloreszenz von *R. dig.* von zwei gegenüberliegenden Seiten gesehen, III = Teilstück der Infloreszenz von *R. comp.* (die sitzenden Ährchen entfernt), IV = Achsen-glied der Infloreszenz von *R. comp.* bei Zerfall in Wasser, V = nach Zerfall bei Trockenheit. *A* = Hauptachse der Infloreszenz, *a* = Höhlung der Infloreszenzachse, *s.Ä.* = sitzendes Ährchen, *g.Ä.* = gestieltes Ährchen, *st* = Stiel des gestielten Ährchens, *×* = Gelenkstelle der äußeren Hüllspelze, *Ak* = Knotenfläche der Infloreszenzhauptachse.

dafür wird der Beleg bezüglich anderer *Rottboellia*-Arten noch zu erbringen sein.

Ebenso wie sich die Infloreszenzen von *Stenotaphrum subulatum* und *St. americanum* bei Außerachtlassen der Reduktionserscheinungen in den Partialinfloreszenzen im wesentlichen nur durch verschieden stark

1) Er trat bei meinem Untersuchungsmaterial ohne weiteres nur an einigen wenigen Infloreszenzen ein, die längere Zeit in hochprozentigem Alkohol gelegen hatten.

ausgeprägte Dorsiventralität voneinander unterschieden, unterscheiden sich auch die von *R. digitata* und *R. afraurita* Stapf. Letztere Art besitzt die stärker dorsiventral gebaute Infloreszenz, indem hier die bei *R. digitata* auf der Bauchseite der Infloreszenz gelegenen zwei Reihen sitzender Ährchen einander maximal genähert sind, so daß sie nunmehr in einer einzigen Reihe, genau übereinander gelagert, angeordnet sind, und so die Gesamtinfloreszenz nur noch drei Reihen von Ährchen erkennen läßt. Da mit den sitzenden Ährchen gleichzeitig die gestielten ventralwärts verlagert wurden, ist die Dorsalseite der Infloreszenzachse völlig frei von Ährchen und vollständig sichtbar.

Die Tendenz der Infloreszenzachsen sich als Schutzorgan für die reifenden Früchte auszugestalten, führt zu einem größeren Grad der Vollkommenheit, wenn sich neben den Aushöhlungen der Infloreszenzhauptachse auch noch die mehr oder weniger stark reduzierten Achsen der Partialinfloreszenzen (*st*) daran beteiligen. Dafür bieten drei weitere *Rottboellia*-Arten Beispiele in verschieden starker Ausgeprägtheit, wobei in sämtlichen Fällen diese Umgestaltung dem sitzenden Ährchen zum Vorteil gereicht.

Als erstes Beispiel sei *R. compressa* L. erwähnt (Fig. 6 III). Die dorsiventral gebaute Hauptachse der Infloreszenz (*A*) besitzt ähnlich wie *Stenotaphrum subulatum* pro Glied je eine abwechselnd rechts und links gelagerte Einbuchtung (*a*), die das sitzende Ährchen aufnimmt. Durch Anwachsen des Stieles (*st*) des gestielten Ährchens (*g A*) an die Infloreszenzhauptachse (*A*) an deren Dorsalrand wird letztere abwechselnd rechts und links einseitig flügelartig verbreitert und dadurch die Höhlung für das sitzende Ährchen vertieft. Fig. 6 III zeigt einige Glieder der Infloreszenz von *R. compressa*, an denen die sitzenden Ährchen entfernt sind. Das gestielte, dem sitzenden Ährchen äußerlich durchaus gleichende Ährchen ist weniger geschützt und liegt der nach oben zu flach auslaufenden Achsenhöhlung (*a*) flach angedrückt. Da die Stiellänge des gestielten Ährchens der Länge eines Achsengliedes der Infloreszenz annähernd gleichkommt (Fig. 6 III), wird bei flüchtiger Betrachtung leicht der Eindruck erweckt, daß jedem Gliede der Infloreszenzhauptachse zwei sitzende Ährchen zukommen, die rechts und links gelagert sind, und somit eine paarige Stellung der Ährchen an jedem Gliede vorliege. Dieses Verhalten wäre besonders typisch für die Unterart *Hemarthria*.

Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen lehren aber, daß die jeweils auf gleicher Höhe der Infloreszenzachse ansitzenden Ährchen nicht demselben, sondern zwei übereinanderliegenden Achsen-

gliedern zugehören und jener Eindruck nur durch Verwachsen des Stieles des gestielten Ährchens mit der Hauptachse zustande kommt. Daß es sich tatsächlich so verhält, wird belegt durch die Art des Ausstreuens der Früchte, die bei *R. compressa* bereits in der für die Gattung typischen Weise erfolgt, durch Trennung der einzelnen Glieder der Infloreszenzhauptachse voneinander. Dabei bleibt an jedem Achsenglied, das an seiner unteren Begrenzungsfläche leicht konvex, an seiner oberen leicht konkav gestaltet ist (Fig. 6 V Ak) — ein Verhalten, das uns in seiner Bedeutung bei anderen Rottboellien in extrem gesteigertem Ausmaß abermals entgegentreten wird — die zugehörige Partialinfloreszenz mit dem eingesenkten sitzenden Ährchen (*s. Ä.*) und dem mit seinem Stiele der Hauptachse angewachsenen gestielten Ährchen (*g. Ä.*) haften, wie Fig. 6 V zeigt. Die Spelzen der Ährchen wirken bei der Verbreitung als Flugorgane. Diese Art des Infloreszenzzerfalls scheint die normale darzustellen. Auf ihre anatomischen Voraussetzungen wird noch zurückzukommen sein (S. 74). Trocknet hingegen eine Infloreszenz nicht aus, sondern gelangt ins Wasser, so erfolgt der Gliederzerfall in etwas abgeänderter Weise, wie Fig. 6 IV veranschaulicht. Es entstehen hierbei keine glatten Bruchflächen, sondern die Enden der Achsenglieder tragen ein bis mehrere Fortsätze, die vornehmlich aus Sklerenchymsträngen und Leitbündeln bestehen (Fig. 10 III).

Prinzipiell auf die gleiche Weise wie bei *R. compressa*, durch Anwachsen des Stieles des gestielten Ährchens an die mit Einbuchtungen versehene gegliederte Infloreszenzhauptachse, wird bei *R. exaltata* L. F. der Schutz des sitzenden Ährchens erreicht und zwar in recht vollkommener Weise. Fig. 7 I, II geben zwei Teilstücke der Infloreszenzachse, von zwei entgegengesetzten Seiten aus gesehen, wieder und zeigen dabei den deutlich gegliederten Bau des Achse (*A*) und die leicht dorsiventrale Anordnung der Ährchen an ihr. Auch hier finden wir wieder sowohl sitzende (*s. Ä.*) als auch gestielte Ährchen (*g. Ä.*), die aber bei dieser Art erstnals schon rein äußerlich in ihren Größenverhältnissen und auch bezüglich ihres Baues variieren. Dadurch deuten sich im Gang befindliche weitere Reduktionserscheinungen an, wie wir sie bereits bei *Stenotaphrum americanum* verwirklicht fanden, die ihrerseits im Zusammenhang stehen mit der besonderen Verwendung des Stieles des gestielten Ährchens als akzessorisches Schutzorgan für die sitzenden zweiblütigen Ährchen.

An ein und derselben Infloreszenz — vor allem terminalwärts — läßt sich die verschieden starke Reduktion der gestielten Ährchen feststellen, indem sich neben solchen mit wohl ausgebildeter, mit zwei

Hüllspelzen versehener rein männlicher Blüte solche finden, die nur aus den mehr oder weniger weichhäutigen Hüllspelzen und den reduzierten, kleinbleibenden Deck- und Vorspelzen bestehen (vgl. hierzu die schon äußerlich verschieden stark reduzierten gestielten Ährchen der Fig. 7 I und II). Der bei *R. digitata* noch mehr oder weniger säulenförmige, bei *R. compressa* schon zweiseitig mehr abgeflachte, im Querschnitt annähernd bikonvex gestaltete Ährchenstiel (*st.*) ist hier bei *R. exaltata* bereits rein bandförmig geworden, paßt sich mit seiner Wölbung dem Verlauf der Hauptachse an und erzeugt einen geräumigen Hohlraum zur Aufnahme des sitzenden Ährchens, indem er dorsalwärts mit der Hauptachse (*A*) verwächst (Fig. 7 IV). Die Verwachsungsnäht (*Vn.*) ist an den Infloreszenzen später nur noch als eine seichte Furche nachzuweisen (Fig. 7 I).

Zur Bestätigung unserer Auffassung vom sitzenden und gestielten Ährchen sei der Entwicklungsgang einer Infloreszenz von dieser in mehrfacher Hinsicht interessanten Art der Gattung *Rottboellia* kurz geschildert (Fig. 8). An einem walzenförmigen, im Gegensatz zu den bisher betrachteten Fällen noch im Wachstum begriffenen Vegetationskegel legen sich in

akropetaler Folge und zweizeilig alternierender Stellung die Partialinfloreszenzen als Seitensprosse in Form zunächst noch ungegliederter Höcker an (Fig. 8 I—III *s*₁). Bereits sehr frühzeitig beginnen diese nahe ihrer Basis (deckblattlose) sekundäre Achselsprosse (*s*₂) zu bilden, die im weiteren Entwicklungsverlauf zu den sitzenden zweiblütigen Ährchen sich ausgestalten, indes die primäre Achselsproßanlage (*s*₁) dazu übergeht das terminalständige gestielte Ährchen zu liefern. In Fig. 8 IV sind die Achselsprosse zweiter Ord-

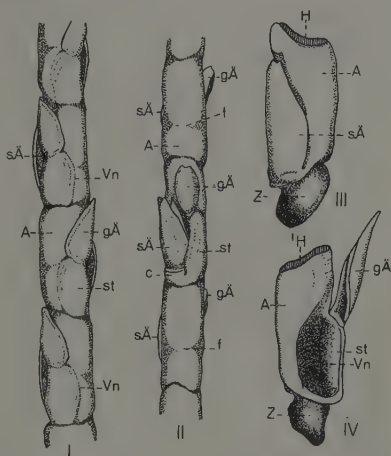


Fig. 7. *Rottboellia exaltata* L. F. I, II = Teilstücke der Infloreszenz von zwei gegenüberliegenden Seiten gesehen, III = einzelnes Glied der Infloreszenz mit sitzendem Ährchen, Zapfen und Zapfenhöhlung, IV = einzelnes Glied der Infloreszenz nach Entfernung des sitzenden Ährchens. *A* = Hauptachse der Infloreszenz, *sÄ* = sitzendes Ährchen, *gÄ* = gestieltes Ährchen, *st* = Stiel des letzteren, *Vn* = Verwachsungsnäht, *f* = Quersfurche, *c* = Callus, *H* = Zapfenhöhlung.

nung noch ungegliedert; an denen erster Ordnung beginnt bereits die Anlage der ersten Spelzen (h_1, h_2). Der einzige, der bisher die Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen von Andropogoneen untersuchte, ist Hackel (1889), dessen diesbezügliche Abbildung (Taf. I, Fig. 6) von *Erianthus Ravennae* sich unmittelbar an unsere Fig. 8 IV anschließt. Bemerkenswert ist, daß auch hier bei *R. exaltata* — genau wie in den bisher betrachteten Fällen — trotz der Tiefe der Höhlungen sich letztere erst während des Streckungswachstums der Internodien

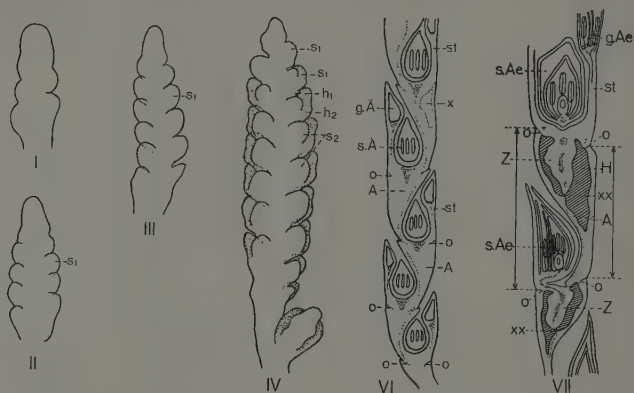


Fig. 8. *Rottboellia exaltata* L. F. I–IV = Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Infloreszenz, VI, VII = Längsschnitte durch Infloreszenzstücke verschiedenen Alters. A = Hauptachse der Infloreszenz, s_1, s_2 = Seitenachse 1., 2. Ordnung, sA = sitzendes Ährchen, gA = gestieltes Ährchen, st = Stiel des letzteren, h_1, h_2 = 1., 2. Hüllspelze, bei x Beginn der Hohlraum- (H) und Zapfenbildung (Z), bei o präformierte Bruchstellen, bei x x Verbindungstelle des zentralen und peripheren Achsengewebes; die Pfeile geben die Länge eines Gliedes der Infloreszenzachse an.

der Infloreszenzachse ausbilden. Auch die Stiele der gestielten Ährchen erfahren erst zu dieser Zeit ihre Ausgestaltung.

Der Entwicklungsvorsprung, den das gestielte Ährchen ursprünglich gegenüber dem sitzenden inne hat, gleicht sich im weiteren Entwicklungsverlauf bald aus und schlägt sogar in sein Gegenteil um, was im vollentwickelten Zustand mitunter noch offensichtlich ist (Fig. 7 II). Auch die Blüten der gestielten Ährchen erweisen sich als reduziert, indem sie zumeist nur rein männlich sind. Dagegen erfährt die Basis des sitzenden Ährchens ein beträchtliches Breitenwachstum (Bildung des sogenannten Kallus), sodaß deren Gewebe sich unmittelbar dem der Hauptachse angelegt und in dasselbe übergeht. Dadurch wird sehr

leicht der Eindruck erweckt, als ob das sitzende Ährchen der Primärspieß, das gestielte dagegen der Sekundärspieß der Partialinfloreszenz sei.

Von Interesse ist ferner, daß sich die dorsiventrale Symmetrie der Hauptachse auch an der Achse der Partialinfloreszenz dadurch ausprägt, daß unter ihrem Einfluß Sekundärspieße nur auf einer Seite, und zwar der der Hauptachse abgewendeten, zur Anlage und Entwicklung kommen. Dieses Verhalten trifft wohl für eine große Anzahl, jedoch nicht für alle Arten der Gattung *Rottboellia* zu. Beispielsweise bei *R. hirsuta* und den Untergattungen *Ratzeburgia* und *Politrias* kommen die Sekundärspieße der Partialinfloreszenzen beiderseits zur Entwicklung; demzufolge sitzen hier die Ährchen in sechs Zeilen der Infloreszenzachse an. Gleichzeitig wird dadurch unsere Auffassung der sitzenden und gestielten Ährchen als reduzierte ährenförmige Partialinfloreszenzen aufs neue bestätigt.

Das Ausstreuen der Früchte erfolgt bei *R. exaltata* in recht charakteristischer Weise. Die einzelnen Glieder der Infloreszenzhauptachse trennen sich zur Zeit der Fruchtreife voneinander, aber nicht mit einfachen, mehr oder weniger gewölbten Trennflächen (vgl. S. 70), sondern unter Ausbildung eines knollenförmigen Zapfens (*Z*) an der Basis jedes Gliedes, dem an dessen Spitze eine annähernd gleichgroße Höhlung (*H*) entspricht (Fig. 7 III, IV). Die untere Grenze dieser Höhlung ist auch äußerlich an der Infloreszenz kenntlich durch eine sanfte Einsenkung (Fig. 7 II f). Längsschnitte durch einzelne Glieder jüngerer Infloreszenzen (Fig. 8 VII) machen diese Verhältnisse noch deutlicher, legen aber gleichzeitig die ganz absonderliche Gestalt der Hauptachse (*A*) dar, die im Reifezustand im wesentlichen auf die Außenflächen reduziert ist.

Es fragt sich nun, auf welche Weise sowohl die Zapfenbildung als auch die Trennung der einzelnen Glieder zustande kommt. Dazu kann uns ein Vergleich der Fig. 8 VI und VII verhelfen. Die an den Ährchenstellen stark eingebuchtete Infloreszenzhauptachse (*A*) ist auf dem Stadium der Fig. 8 VI noch gleichmäßig von einem in Teilung befindlichen Parenchym erfüllt, das von strangförmigen Leitbündelanlagen durchzogen wird (in den Zeichnungen punktiert angedeutet), die unter den Ährchen anastomosierende Komplexe bilden. Noch vor Erreichung der endgültigen Gliedgröße beginnen sich im Parenchym der Hauptachse, im Zusammenhang mit der Fortdauer des Längen- und Streckungswachstums in ihr, ausgehend von wenigen Schichten unterhalb der Epidermis, immer weiter sich ausdehnende Interzellularräume zu bilden, die allem Anschein nach durch Auflösen der Mittellamellen entstehen. (Die

die Hohlräume begrenzenden Zellen sind zwar abgestorben und mehr oder weniger zusammengedrückt, stets aber intakt.) Diese Interzellularräume (Fig. 8 VI bei \times) bilden schließlich im oberen, erweiterten Abschnitt jedes Gliedes durch Zusammenschließen einen becherförmigen Hohlraum um die zentrale Achsenmasse (Fig. 8 VII), die schließlich nur noch an einer einzigen Stelle (bei $\times \times$) mit dem randständigen, nur wenige Zellschichten betragenden Parenchym in Verbindung steht. Diese ringförmige Hohlraumbildung verliert etwas an ihrer Absonderlichkeit, wenn man bedenkt, daß die Halme der meisten Gräser im Alter Hohlräume aufweisen. Auch bei den bisher besprochenen Formen waren später mehr oder weniger zentral gelegene Hohlräume anzutreffen.

Ist so das Zustandekommen der Zapfen- und entsprechenden Hohlraumbildung erkannt, so gilt es nunmehr den Lösungsvorgang der Einzelglieder der Infloreszenz anatomisch verständlich zu machen. Um diesen zu ermöglichen, bleiben inmitten des wohlausgebildeten Parenchyms an einzelnen (in Fig. 8 VI, VII mit o bezeichneten) Stellen einige Zellagen im meristematischen bzw. jugendlichen Zustand erhalten und sind demzufolge weniger widerstandsfähig. Die Fig. I, II der Abb. 9 geben derartige Randpartien vergrößert wieder. Da die einzelnen Glieder von *R. exaltata* peripher stark verkieseln, stoßen an diesen präformierten Bruchstellen starre zylindrische Körper gegeneinander. Bei der zur Zeit der Reife einsetzenden Austrocknung schrumpft bzw. zerreißt diese Zone dann besonders leicht. Den dadurch möglich gewordenen freieren Bewegungen der Achsenglieder vermögen auch die Leitbündelstränge (*l*) keinen erheblichen Widerstand entgegenzusetzen, sodaß auch sie zerreißen und die Einzelglieder peripher völlig isolieren. Das Gleiche gilt auch für die Leitbündelstränge der weiteren Verbindungsstelle am Grunde der Zapfen (Fig. 8 VII bei $\times \setminus$). Hier sind die anatomischen Bauverhältnisse die gleichen wie am Rande der Glieder und in Fig. 9 III wiedergegeben.

Eine ähnliche Form des Achsenzerfalls findet sich bei den weiblichen Infloreszenzen von *Euchlaena mexicana*, wie aus Abb. 9 bei Hackel (1887) hervorgeht. In weniger komplizierter Weise — vor allem, was die Zapfenbildung betrifft — findet sich ein Zerfall der Infloreszenzen in einzelne Glieder zum Zwecke der Fruchtverbreitung durchaus nicht so selten bei Gramineen (*Tripsacum* L.). Bekannt ist diese Erscheinung besonders von den Stammformen unserer Getreidearten. Letztere haben diese Eigenschaft erst im Laufe ihrer Kultivierung verloren. Wie eng der Achsenzerfall mit der Fruchtbildung und -verbreitung im Zusammenhang steht, zeigt besonders deutlich *Aegilops triaristata* Willd., ein

Objekt, das von Markgraf (1925) untersucht wurde. Hier zerfällt die an sich scharf gegliederte Achse der Infloreszenz bei der Reife nur an einer einzigen Stelle, die genau die Grenze der an ihr verteilten fertilen und sterilen Ährchen bezeichnet.

Speziell bei *R. exaltata*, die besonders in Sumpfbereichen anzutreffen und demzufolge vor allem auf Verbreitung durch das Wasser angewiesen

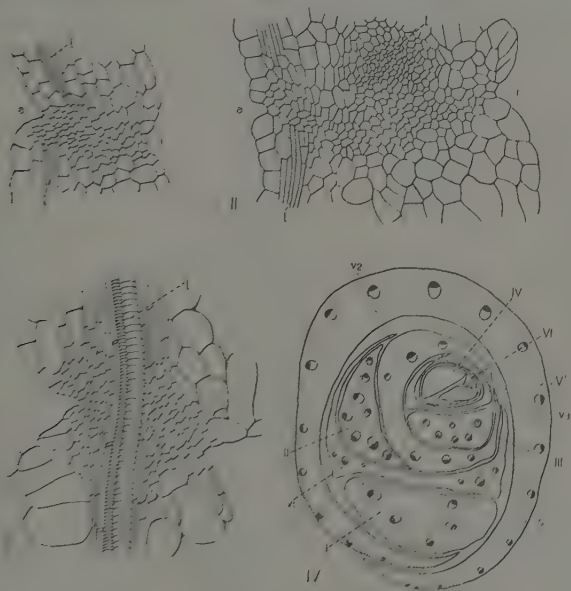


Fig. 2. *Rottizella exaltata* L. F. I, II — Längsschnitte durch die periphere Bruchstelle eines Infloreszenzgliedes, III — Längsschnitt durch die zentrale Verbindungsstelle. IV — Querschnitt durch ein axilläres Infloreszenzbüschel, den sympodialen Aufbau in Form eines Winkels veranschaulichend. *a* — Außenfläche, *i* — Innenfläche. *l* = Leitbündelanlagen, 1–6 Infloreszenzachsen, *v*₁, *v*₂, *v*₃ = Vorblätter derselben, *s* = Blattscheide, Phloem schraffiert.

ist, stellt die Entwicklung des geräumigen Hohlraums im oberen Abschnitt jedes Achsengliedes einen vorzüglichen Schwimmapparat dar, der infolge der Verkiegelung der äußeren Membranen lange Zeit schwimmfähig erhalten bleibt.

Erwähnenwert ist ferner, daß der Aufbau der Gesamtinfloreszenz ziemlich kompliziert ist. Diese besteht nämlich nicht nur aus einer einzigen terminalständigen, ährenartig entwickelten (verzweigten) Traube (Fig. 7 I, II), sondern aus einer größeren Zahl derselben, die „ge-

büschelt“ in den Achseln der obersten Laubblätter stehen. Bei genauerer Betrachtung erweisen sich diese „Büschel“ von „Ähren“ als ein Sympodium, das sich, wie ein Querschnitt zeigt (Fig. 9 IV), in Form einer Wickel ausbildet. Der sympodiale Bau der Gesamtinfloreszenz ist auch aus Fig. 8 IV ersichtlich. Die einzelnen Wickeläste besitzen später sehr lange, zumeist zweigliedrige Stiele, die die Partialinfloreszenzen aus der Blattscheide emporheben, aber nicht sämtliche zu gleicher Zeit, sondern jeweils nur die älteste; so ist stets nur eine „Ähre“ sichtbar,

während die übrigen bereits angelegten, in der Blattscheide verborgen bleiben. Bei der Reife erfolgt am mittleren Knoten des zweigliedrigen Stieles jeder Partialinfloreszenz eine Einkrümmung, die bewirkt, daß der obere Stielteil samt ansitzender Partialinfloreszenz aus der ursprünglich orthotropen in eine schräge Stellung gelangt, sodaß die bereits mehr oder weniger isolierten Einzelglieder nunmehr leicht abfallen und außerdem über eine größere Fläche ausgestreut werden. Während sonst das geotropisch reizbare Knotenparenchym dazu dient, schrägliegende Halme in die orthotrope Stellung zurückzubringen, finden wir hier gerade das umgekehrte Verhalten vor. Das unterste Glied jeder Partialinfloreszenz löst sich ebenfalls mittels Zapfen- und Höhlungsbildung von seinem Stiele ab, der

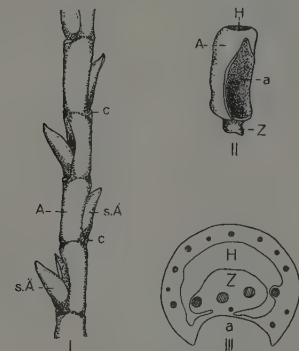


Fig. 10. *Rottboellia corymbosa* L. I = Teilstück der Infloreszenz, II = einzelnes Glied der Infloreszenzachse nach Entfernung des (sitzenden) Ährchens, III = Querschnitt durch das obere Drittel eines Gliedes der Infloreszenzachse. A = Hauptachse der Infloreszenz, sÄ = sitzendes Ährchen, c = Callus, Z = Zapfen, H = Zapfenhöhlung, a = Höhlung der Infloreszenzachse, Leitbündel schraffiert.

noch einige Zeit erhalten bleibt, bei fortschreitender Austrocknung aber an der Biegungsstelle abbricht. An alten Infloreszenzen läßt sich daher später nur noch aus der Anzahl der in der Blattscheide zurückbleibenden Stielreste die Zahl der in jener Blattscheide ursprünglich vorhanden gewesenen Partialinfloreszenzen bestimmen.

Eine weitere Art, *R. corymbosa*, macht, rein äußerlich betrachtet, zunächst durchaus nicht den Eindruck einer Rottboellia, sondern erinnert im Aussehen eher an *Monerma repens*, da hier durch Wegfall des gestielten Ährchens und seines Stieles die Partialinfloreszenzen auf ein einziges, scheinbar der Hauptachse (A) ansitzendes Ährchen (s. Ä) reduziert

sind (Fig. 10 I). Daß es trotzdem keine echte, leicht dorsiventral gebaute Ähre ist, zeigt wiederum der etwas oberhalb der jeweiligen Gliedbasis erfolgte Ansatz des Ährchens vermittels einer Kallusbildung (c). Ob außer dem gestielten Ährchen auch sein Stiel eine völlige Reduktion erfahren hat, oder ob letzterer — wofür die Tiefe der Achselhöhlungen sprechen würde — nur in ähnlich vollkommener Weise wie bei *R. exaltata* der Hauptachse angewachsen ist, ließ sich nicht entscheiden, da mir von dieser Art nur einige wenige Infloreszenzstücke von Herbarmaterial zur Verfügung standen, deren Glieder infolge des Austrocknens starke Rillenbildung zeigten, die eine Verwachsungsnaht, wie wir sie bei *R. exaltata* noch deutlich ausgebildet fanden, unbedingt verwischen mußte. Klärung dieser Frage ist nur durch Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zu erwarten.

Daß trotz der Ährchenreduktion die systematische Stellung von *R. corymbosa* doch in nächster Nähe von *R. exaltata* zu suchen ist, darauf deutet der gleiche Modus des Achsenzerfalls mit Hohlraum- und Zapfenbildung an den Enden jedes Gliedes hin (Fig. 10 II, III H, Z.). Übrigens steht das Fehlen des gestielten Ährchens und seines Stieles bei *R. corymbosa* durchaus nicht isoliert in dieser Familie da. Nach den Angaben von Hackel (1889) findet sich das gleiche Verhalten außer bei *Andropogon virginicus* und *A. nutans* noch bei den meisten *Arthraxon*-Arten. Es wäre interessant zu verfolgen, inwieweit sich diese Reduktion der Primärachsen der Partialinfloreszenz und Förderung der Sekundärsprosse auch entwicklungsgeschichtlich auswirkt.

Fassen wir die bei der Gattung *Rottboellia* angetroffenen Entwicklungstendenzen kurz zusammen:

I. Reduktion der ährenförmigen Partialinfloreszenzen. Den Ausgang bildet *R. digitata*, wo wir noch eine mehrgliederige, mit terminalständigen Ährchen besetzte Achse vorfinden; bei den Zwischenformen *R. compressa* und *R. exaltata* zeigt sich bereits die Reduktion des gestielten Ährchens an, das bei *R. compressa* völlig geschwunden ist.

II. Steigerung des Schutzes des sitzenden Ährchens. Die relativ flachen, muldenförmigen Einsenkungen der Infloreszenzhauptachse mit seitlich anliegenden, freien Achsen der Partialinfloreszenzen (*R. digitata*) erlangen durch Anwachsen der letzteren eine Vertiefung (*R. compressa*), deren Schutzfunktion durch Einbiegen der Ränder und gleichzeitige Annahme eines mehr zylindrischen Achsengesamtquerschnittes noch bedeutend gesteigert wird (*R. exaltata* [*R. corymbosa*]).

Den bisher betrachteten Infloreszenzen lag bei aller Vielgestaltigkeit und Eigentümlichkeit ihres Baues doch im wesentlichen ein gleicher Bauplan zugrunde: Die Achse der Infloreszenz wurde durch Ausbildung von Vertiefungen, entweder allein oder in Verbindung mit den primären Seitenachsen, zu einem Hüll- bzw. sogar zu einem Verbreitungsorgan für die heranreifenden Früchte ausgestaltet. Neben dieser Form der besonderen Verwendung der Achse zur Bildung schützender Räume für die reifenden Früchte findet sich unter den tropischen Gräsern noch eine zweite verwirklicht.

Knüpfen wir zum Zwecke ihrer Darstellung an Verhältnisse an, wie wir sie bei *Stenotaphrum americanum* antrafen. Hier sahen wir die stark dorsiventral abgeflachte Hauptachse der Infloreszenz (vgl. Fig. 5 VI—IX) in Verbindung mit der tiefeingesenkten Lagerung der Ährchen abwechselnd einseitig auf eine schmale zungenförmige Gewerbestrippe reduziert, die die so erweiterte Achsenhöhhlung dorsalwärts deckt, während den seitlichen Schutz die Stiele der gestielten Ährchen und die reduzierte zentrale Achsenpartie übernehmen. Damit war bereits eine Richtung angedeutet, in der noch auf eine andere Weise, als bisher geschildert, eine Hüllenbildung um die Ährchen seitens der Hauptachse möglich ist: nämlich durch (beiderseitige) flügelartige Verbreiterung der Infloreszenzachse. Je nach ihrer Größe übernehmen dann die Flügel in verschieden vollkommener Weise diese Funktion.

d) *Paspalum* L.

In relativ wenig ausgeprägtem Maße finden wir diese zweite Form der Hüllenbildung durch die Infloreszenzachse bereits bei *P. distichum* L. Ein Ausschnitt aus einem der meist in Zwei- bis Dreizahl vorhandenen Infloreszenzäste ist in Fig. 11 III wiedergegeben, wobei die auf der Ventralseite entspringenden, zweizeilig alternierend angeordneten Ährchen vom oberen Ende ihrer kurzen Stielchen (s_2) abgetrennt wurden, um den Einblick in den Bau der Infloreszenz zu erleichtern. Dabei wird gleichzeitig die traubenförmige Gestalt der Infloreszenzäste (s_1) offenbar, da sie als Sekundärsprosse gestielte, anscheinend terminalständige¹⁾ Ährchen tragen. Daß auch hier eine Reduktion ursprünglich reicher verzweigter Seitensprosse vorliegt, lehrt ein Vergleich mit *P. scrobiculatum* L. (vgl. Fig. 12 II). Ein in Höhe $b-b$ geführter Querschnitt dürfte weiter zur Erleichterung des Verständnisses beitragen (Fig. 11 II).

1) Nach Schuster (1910) S. 225 wahrscheinlich nur pseudoterminalständig. Eine genauere Entscheidung war mir leider nicht möglich, da mir kein entsprechendes entwicklungsgeschichtliches Material zur Verfügung stand.

Der hier im Vergleich zu den seitlichen Achsenflügeln (fl') relativ beträchtliche kielartige Vorsprung der Ventralseite der Infloreszenzachse (k') ist jedoch durchaus nicht bei allen Infloreszenzästen in gleich starkem Maße ausgeprägt und auch dann nicht immer längs der gesamten Infloreszenz.

P. distichum besitzt in der Regel zwei derartig gebaute Infloreszenzäste (vgl. Fig. 11, IV s_1), die nicht ganz auf gleicher Höhe entspringen und in späteren Entwicklungsstadien durch ein Gelenk rechtwinklig von der tragenden Achse abgespreizt werden und eine sogenannte „Spinnenbeininfloreszenz“ bilden, wie sie Goebel (1931, Fig. 67) von *P. conjugatum* abgebildet hat. Ungeklärt war bisher immer noch, ob diese beiden Infloreszenzäste gleichwertig, d. h. beide Seitenachsen einer

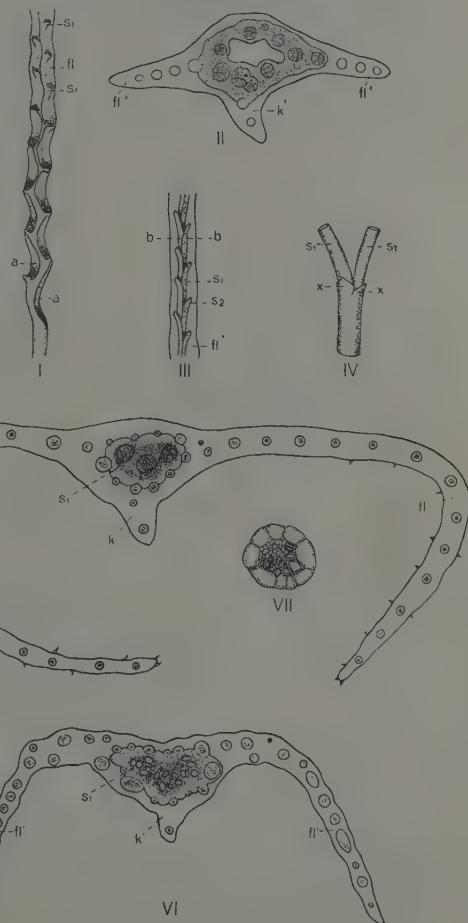


Fig. 11. *Paspalum distichum* L. und *P. scrobiculatum* L. I = Basalstück eines Mittelastes einer dreiästigen Infloreszenz von *P. dist.* nach Entfernung der Ährchen, II = Querschnitt durch die Achse der Partialinfloreszenz in Höhe b—b der Fig. III, III = Teilstück aus einem Seitenast einer dreiästigen Infloreszenz nach Entfernung der Ährchen, IV = Verzweigungsstelle einer zweiästigen Infloreszenz, bei \times Deckblatttridimente, V, VI = Querschnitte durch die Infloreszenzachsen 2. Ordnung von *P. scrob.* VII = einzelnes Leitbündel aus einem Achsenflügel. a = Höhlung der Infloreszenzachse, s_1 , s_2 = Seitenachse 1., 2. Ordnung, fl = laterale Flügelbildung der Infloreszenzhauptachse, fl' = laterale Flügelbildung der Achse der Partialinfloreszenz, k' = Kielbildung der Ventralseite der Achse der Partialinfloreszenz.

verkümmerten Hauptachse wären, oder ob der eine als zur Seite gewendete Hauptachse zu betrachten sei. Entwicklungsgeschichtliches Material, das eine klare Entscheidung liefern könnte, stand mir nicht zur Verfügung; jedoch beobachtete ich an der Basis beider Infloreszenzäste wiederholt leichtkonturierte flache Erhebungen (Fig. 11 IV bei \times), die Form und Stellung von im Entwicklungsgange wohl angelegten, dann aber nicht weiter ausgebildeten Deckblättern besaßen und damit für die ersterwähnte Auffassung sprechen. In gleicher Richtung liegt eine zweite Beobachtung. Gar nicht so selten finden sich bei *P. distichum* dreiästige Infloreszenzen, bei denen der mittlere Ast stets kleiner bleibt, längere Zeit als die seitlichen — wenn nicht sogar stets — seine orthotrope Stellung beibehält und sich auch sonst durchaus als Hauptachse der Infloreszenz erweist, indem an ihm die Dorsiventralität weniger stark ausgeprägt ist als an den bereits an ihrer Basis rein dorsiventral gebauten Seitenästen. Geringere Größe, schwächere Entwicklung, relativ geringe Zahl von Ährchen, die im Gegensatz zu den beiden (in etwas verschiedener Höhe inserierten) Seitenzweigen oft sehr locker angeordnet sind, deuten darauf hin, daß der Mittelast als in Reduktion befindliches Organ zu betrachten sein dürfte. Von hier aus ist nur noch ein Schritt zur völligen Unterdrückung und damit zur Ausbildung der „typischen“ *P. distichum*-Infloreszenz.

Ferner spricht für die Auffassung der Gleichwertigkeit der beiden Infloreszenzäste die Tatsache, daß bei den dreiästigen Formen nur die Symmetrieebenen der Seitenzweige in ein und dieselbe Ebene fallen, die des Mittelastes hingegen senkrecht dazu steht. Höchstwahrscheinlich haben sich hier die gleichen Reduktionsvorgänge abgespielt, wie wir sie heute noch bei der verwandten Art, *P. scrobiculatum*, verfolgen können. Von dieser Pflanze, deren Gesamtinfloreszenz bis zu 16 Partialinfloreszenzen umfassen kann (vgl. Fig. 12 I), finden sich, besonders an trockenen, weniger nährstoffreichen Stellen nicht selten Exemplare, deren Gesamtinfloreszenz nur aus 4, 3 oder sogar 2 Partialinfloreszenzen besteht, zwischen deren Ansatzstellen 1—2 cm große Internodien der Infloreszenzhauptachse eingeschaltet sind. Die Anlage der Partialinfloreszenzen am Vegetationskegel erfolgt in akropetaler Richtung, jedoch kommen bei derartig reduzierten Gesamtinfloreszenzen nur die basalen Teile der Anlage zur vollen Entwicklung, während die übrigen schon frühzeitig einen Entwicklungsstillstand erfahren und später in ihrer Gesamtheit nur noch als winziges Rudiment neben der Basis der obersten Partialinfloreszenz nachweisbar sind. Bei *P. distichum* dürfte diese Reduktion noch einen Schritt weiter gegangen sein, indem hier

die Streckung des zwischen den beiden Seitenästen gelegenen Achsenstückes der Infloreszenzhauptachse und die Ausbildung des Rudimentes der Infloreszenzspitze unterbleibt.

Wie eng beide Formen der Achsenverwendung zur Hüllenbildung zusammenhängen, zeigt sich besonders deutlich an jenen Mittelästen von dreiästigen Infloreszenzen. In Fig. 11 I ist das basale Ende eines solchen nach der Entfernung der Ährchen dargestellt. Die anfangs fast zylindrische Achse nimmt bis zu ihrer typischen Ausgestaltung (Fig. 11 III) Übergangsformen an, die stark den bei *Monerma repens* und *Rottboellia compressa* angetroffenen Achsenverhältnissen ähneln.

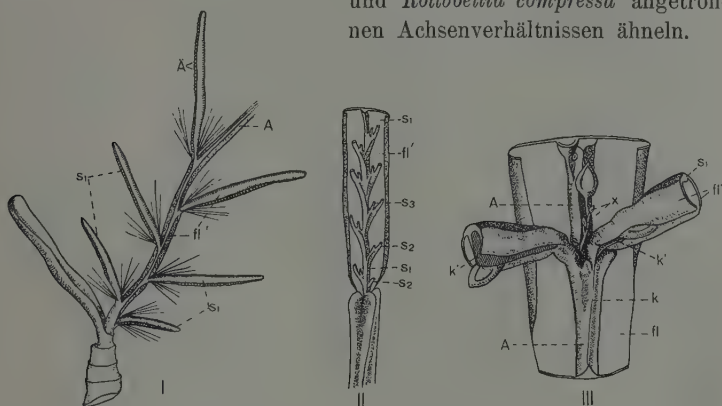


Fig. 12. *Paspalum scrobiculatum* L. I = Basalstück einer sehr jungen Gesamtinfloreszenz, II = Basalstück einer Partialinfloreszenz, III = Terminalstück der Infloreszenzhauptachse mit der Abzweigstelle der obersten Seitenzweige 1. Ordnung. A = Hauptachse der Infloreszenz, s_1 , s_2 , s_3 = Seitenachse 1., 2., 3. Ordnung, fl, fl' = Flügelbildung der Haupt- bzw. Seitenachse 1. Ordnung, k = Kielbildung der Ventralseite der Infloreszenzhauptachse, k' = Kielbildung der Ventralseite der Achse der Partialinfloreszenz.

Im Prinzip ähnlichen Bau weisen die Infloreszenzen von *P. scrobiculatum* L. auf, nur mit den beiden Unterschieden, daß einmal eine bedeutend größere Anzahl von Seitenzweigen (s_1) eine Infloreszenz aufbauen (vgl. das Basalstück einer jungen Infloreszenz, Fig. 12 I), zum anderen, daß diese Seitenachsen 1. Ordnung bezüglich des Ausmaßes ihrer Achsenflügel eine beinahe ans Extreme grenzende Steigerung erfahren haben, was zugleich ein stärkeres Zurücktreten der eigentlichen Achsenpartie zur Folge hat. Die Querschnitte V und VI der Fig. 11 lassen auf den ersten Blick kaum die Vermutung aufkommen, daß es sich dabei um Achsen handelt, die von längsverlaufenden, parallelen

Leitbündelsträngen durchzogen werden. Die allein der Ventralseite ansitzenden Ährchen werden mantelartig von den Achsenflügeln eingehüllt. Hierzu kommt, daß bei *P. scrobiculatum* die Flügelbildung durchaus nicht allein auf die ährentragenden Seitenachsen I. Ordnung (s_1) beschränkt ist, sondern sich auch an den ährchenfreien Abschnitten der Hauptachse (A), wenn auch meist in geringerer Breite, nachweisen läßt (vgl. Fig. 12 I). Fig. 12 III (fl) gibt die Basis der obersten Verzweigung einer Infloreszenz vergrößert wieder und belegt dabei das eben Erwähnte.

Unterschiedlich ist weiter, daß die Ährchen nicht nur in zwei Reihen, sondern in vier der Achse der Partialinfloreszenz (s_1) ansitzen, zwar nicht direkt, sondern durch Vermittlung von Achsen II. und III. Ordnung (Fig. 12 II s_2, s_3). Die Partialinfloreszenzen stellen demzufolge verzweigte Trauben dar. Prinzipiell liegen hier die gleichen Verhältnisse vor wie bei den Rottboellia-Arten. Die Seitenachse II. Ordnung endet mit einem anscheinend terminalständigen¹⁾ Ährchen, das dem gestielten Ährchen der Andropogonaceen homolog ist und dessen Achse sich ebenfalls streckt; nahe deren Basis sitzt, gleichfalls auf der der Hauptachse zugekehrten Seite, als Seitensproß III. Ordnung (s_3) ein zweites Ährchen, das dem sitzenden Ährchen der Andropogonaceen entspricht, hier nur etwas länger gestielt ist. Zumeist sind beide Ährchen durchaus gleichmäßig entwickelt; nahe der Basis der Partialinfloreszenz dagegen erfährt das eine — und zwar im Gegensatz zu den Rottboellia-Arten das dem sitzenden Ährchen homologe — eine oft beträchtliche Reduktion, in die auch die tragende Achse (s_3) einbezogen wird (Fig. 12 II). Die Achse s_2 bildete ursprünglich ebenfalls eine reicher mit Ährchen besetzte Traube aus; darauf deuten gelegentliche Bildungen nahe der Spitze der Hauptachse der Infloreszenz hin (Fig. 12 III bei \times). Außer dem terminalständigen Ährchen finden sich hier an zwei Seitenachsen zwei weitere gestielte Ährchen, die allerdings stark verkümmert sind.

Die bereits bei *P. distichum* vorgefundenen kielartigen Vorsprünge der Ventralseite der Infloreszenzachse (k) erlangen bei *P. scrobiculatum* mitunter — vor allem nahe der Basis der Seitenachsen I. Ordnung (s_1) — eine oft beträchtliche Ausbildung (Fig. 12 III links k').

e) *Thuarea involuta* R. Br.

An diesem sehr regelmäßigen und reich verzweigten kriechenden Strandgras des malayischen Archipels stehen die Infloreszenzen terminal

1) vgl. Anmerkung S. 78.

an dorsiventral gebauten zweizeilig beblätterten Seitenachsen (Fig. 13 II) und sind anfangs von einem spathaartigen Scheidenblatt (s) umhüllt. Diese Infloreszenzen zeichnen sich dadurch aus, daß ihre nur an der Basis noch annähernd stielrunde, völlig unverzweigte und ungegliederte Achse besonders stark dorsiventral abgeflacht ist, so daß sie fast blattartig ausgebildet ist. Der Eindruck der Blattähnlichkeit der Infloreszenzachse wird besonders noch dadurch hervorgerufen, daß die Breite der Achse in der Mittelzone am größten, nahe den Enden am geringsten ist. Einen Eindruck vom Bau der Infloreszenz von *Thuarea involuta* vermittelt die Figur III der Abb. 13, wobei zu beachten ist, daß die Achse anfangs völlig gestreckt ist (vgl. Fig. 13 II), da die bei \times eingetretene Krümmung erst auf einem späteren Entwicklungsstadium erfolgt. Die einzelnen allmählich ineinander übergehenden Abschnitte der Infloreszenzachse wurden von Nieuwenhuis-Uexküll (1902), die bisher als einzige diese Pflanze, und zwar die Schwimmrichtungen der Früchte näher untersuchte, als „Stiel“ (st.), „Spreite“ (spr.) und „Schnabel“

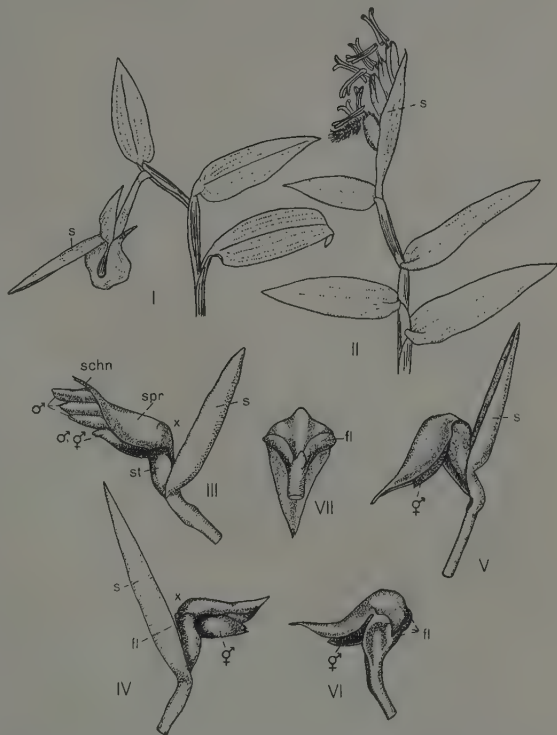


Fig. 13. *Thuarea involuta* R. Br. I = Terminalstück eines Seitenzweiges mit Infloreszenz im fruchtenden Zustand, II = dasselbe im blühenden Zustand, III—VII = aufeinanderfolgende Stadien der Körbchenbildung seitens der Infloreszenzachse durch Einkrümmung bei \times . ♂ = männliche Ährchen, ♀ = zwittriges Ährchen, s = Hüllblatt der Infloreszenz, st = Stielzone, spr = Spreitenzone, schn = Schnabelzone der Infloreszenz, fl = laterale Flügelbildung der Stielzone. I, II Prof. W. Troll delin.

(sch.) der „Spindel“ bezeichnet (vgl. Fig. 13 III), womit sie ebenfalls die blattförmige Gestaltung der Achse zum Ausdruck brachte, die bei der verwandten Gattung *Phyllorhachis* noch stärker ausgeprägt ist.

Weiteren Einblick in die Gestaltung der Infloreszenzachse gewähren Querschnitte, die große Ähnlichkeit mit denen bereits besprochener Objekte aufweisen, vor allen mit den Querschnitten von *Monerma repens*, *Stenotaphrum subulatum*, *Rottboellia digitata* und den vorerwähnten Paspalumarten. Und dennoch ist diese Ähnlichkeit nur eine äußere, beruht nicht auf gleicher Art der Anlage und Entstehung, sondern stellt nur eine Parallelbildung dar. Denn bei *Thuarea involuta* entsteht die muldenförmige Vertiefung auf der Bauchseite der Infloreszenz weder durch Einsenkung noch durch Flügelbildung, sondern durch Umbiegen der Ränder der blattartig verbreiterten Infloreszenzachse.

Auch hier dient die Achsenhöhlung zur Aufnahme von Ährchen, die jedoch — und das ist das Neuartige — nur in einer einzigen Reihe, 4—5 an der Zahl, der Ventralseite der Infloreszenzachse ansitzen. Es erstreckt sich demnach die überaus stark betonte Dorsiventralität der Infloreszenz nicht nur auf die Ausgestaltung der Infloreszenzachse selbst, sondern auch auf die Anordnung der Ährchen (vgl. die sitzenden Ährchen von *Rottboellia afraurita*). Die 3—4 oberen, weniger geschützten Ährchen enthalten rein männliche Blüten, das unterste, am besten verwahrte hingegen eine zwittrige und eine männliche Blüte (vgl. Fig. 13 III).

Die bisher geschilderten Verhältnisse der Infloreszenz von *Thuarea involuta* weisen derselben durchaus noch einen Platz innerhalb unserer ersten Gruppe an; dieses ändert sich mit Beginn der Befruchtung der einzigen zwittrigen Blüte. Nach dem Verblühen fallen die oberen männlichen Ährchen von der Achse ab (Fig. 13 IV—VII), und diese beginnt sich an der Ansatzstelle des untersten, allein erhalten bleibenden Ährchens nach und nach immer stärker einzukrümmen. Einzelne dieser aufeinanderfolgenden Stadien sind in den Fig. III—VII der Abb. 13 wiedergegeben. Indem sich die reich mit Härchen besetzte Schnabel- und Spreitenzone der Stielzone fest anlegen, wird — vor allem auch durch Vermittlung der seitlichen Flügelbildungen (*fl.*) — eine festverschließende, später sogar knochenartig entwickelte Schutzhülle um die reifende Frucht gebildet. Nach Nieuwenhuis-Uexküll (1902) kommt die Krümmung durch Wachstum einer dorsalwärts gelegenen, protoplasma- und chlorophyllreichen Parenchymschicht zustande, während die übrigen Gewebe der Achse nach starker Volumenzunahme

verholzen und nach Absterben ihrer Protoplasten luftgefüllt sind. Den Zweck dieser kapselartigen Bildung seitens der Infloreszenzachse erblickt sie neben dem Schutz vor den verderblichen Einflüssen des

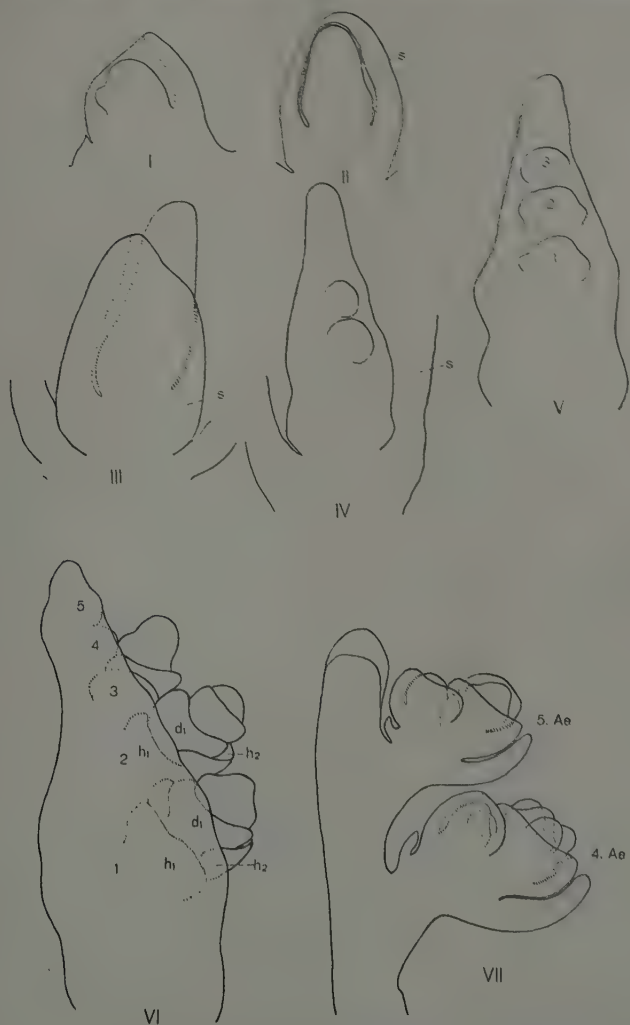


Fig. 14. *Thuarea involuta* R. Br. I - Vegetationspunkt in Blattbildung begriffen, II-VII - aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung der Infloreszenz. s = Hüllblatt der Infloreszenz, h_1 , h_2 = 1., 2. Hüllspelze, d_1 = Deckspelze, 1-5 = Ährchen.

Seewassers in der Schaffung eines Schwimmapparates zur besseren Verbreitung.

Auffallend an *Thuarea involuta* sind ferner eigenartige karpotropische Krümmungen, die außer der eben beschriebenen während der Fruchtentwicklung an den zwei unterhalb der Infloreszenz gelegenen Knoten eintreten (vgl. Fig. 13 I), deren Bedeutung Niewenhuis-Uexküll an Ort und Stelle aber nicht ermitteln konnte.

Eine ähnlich frühzeitig stark abgeflachte Infloreszenzachse, die allerdings ungekrümmt bleibt, findet sich bei den Monokotylen noch in der Orchideengattung *Megaclinium*, wovon Goebel (1931) in seiner „Raritätenkammer“ (S. 209) berichtet. Sowohl bei *Megaclinium aemulans* als auch bei *Thuarea involuta* ist die Abflachung der Infloreszenzachse in einer Ebene erfolgt, die senkrecht zur Medianebene der zweizeilig inserierten Blätter steht. Während aber bei *M. aemulans* die Blüten ihre ursprüngliche, zweizeilige Stellung beibehalten und nunmehr die Mitte der Breitseite der schwertförmig abgeflachten Infloreszenzachse besetzen, sind sie bei *Th. involuta* in Verbindung mit der stark ausgesprägten Dorsiventralität der Gesamtinfloreszenz nur noch in einer einzigen Zeile auf der Ventralseite der Infloreszenz angeordnet. Goebel glaubt, daß die Verbreiterung der Infloreszenzachse offenbar mit der zweizeiligen Blattstellung in Verbindung steht. „Es müssen im Zusammenhang mit der Blütenbildung Vorgänge eintreten, welche die durch die zweizeilige Blattstellung erleichterte Abflachung bedingen, seien es nun Korrelationsverhältnisse oder andere“ (S. 211). „Die Laubblätter, die gegenüber dem blütentragenden Ende der Infloreszenz voraus-eilen und stark entwickelt sind, prägen diesem sozusagen ihre Dorsiventralität und Gestaltung auf. Freilich nicht nachträglich an einem radiären Vegetationspunkt. Vielmehr ist schon der junge Sproßvegetationspunkt abgeflacht, er wird sozusagen ‚verblattet‘“ (S. 212/13).

Daß der in Infloreszenzbildung begriffene Vegetationskegel von *Thuarea involuta* in der Tat von Anbeginn dorsiventralen Bau zeigt, lehrt ein Blick auf die Entwicklung der Infloreszenz. Während der in Blattbildung begriffene Vegetationskegel (Fig. 14 I) sich nicht besonders auszeichnet, besitzt er zur Zeit der Infloreszenzbildung die bereits bei den vorerwähnten Gräsern angetroffene walzenförmige Gestalt (Fig. 14 II, III), an der sich aber schon sehr frühzeitig — noch vor Anlage der Ährchen — die Dorsiventralität ausprägt (Fig. 14 III). An dieser abgeflachten Achse entstehen die Ährchen in akropetaler Reihenfolge auf der Ventralseite in einer einzigen Zeile als zunächst ungegliederte

Höcker (Fig. 14 IV), deren weitere Ausgestaltung aus Fig. 14 V—VII ersichtlich ist.

2. Gruppe.

Coix L., *Cornucopiae* L., *Buchloë* Engelm., *Antephora* Schreb.

War die kapselartige Hülle um die reifende Grasfrucht bei *Thuarea involuta* noch eine reine Bildung der Infloreszenzachse, so trifft dies für die Schutzhüllen der folgenden vier Objekte nicht mehr zu. Hier ist die Infloreszenzachse daran völlig unbeteiligt, die Schutzfunktion wird allein von Organen der Achse, von Blättern, ausgeübt, die eine



Fig. 15. *Coix lacryma jobi* L. I—V Partialinfloreszenzen mit verschieden starker Reduktion der Spreite des Involucrums. M. Zahn delin.

zumeist kapsel- oder becherförmige Hülle um in der Regel mehrere Früchte bilden. Damit gelangen wir zur Besprechung der typischen Vertreter unserer zweiten Gruppe. Zwischen der ersten und der zweiten Gruppe kann *Thuarea involuta* als vermittelnde Übergangsform betrachtet werden.

a) *Coix lacryma jobi* L. Bei *Coix lacryma jobi* L., dem Tränengras, findet sich um die Frucht eine birnenförmige, im Reifezustand steinharte Hülle, die, worauf schon Goebel (1884) hingewiesen hat, aus dem geschlossenen Scheidenteil des Deckblattes des untersten Infloreszenzzweiges gebildet wird. In den Figuren 1—5 der Abb. 15 wird diese Ansicht durch Beispiele belegt, da sich gelegentlich In-

volukrallhüllen finden, an denen der zugehörige Spreitenteil noch in verschieden starkem Grade zur Ausbildung gelangt ist. Wir finden demnach bei den Involukralblättern ganz die gleichen Verhältnisse wieder, wie sie auch sonst häufig bei Hochblättern anzutreffen sind, vor allem bei solchen, die den Knospenschutz versehen. Unterschiedlich ist nur, daß hier die Basis des Involukralblattes scheidenartig entwickelt ist; jedoch auf frühen Entwicklungsstadien (vgl. Goebel, 1884 S. 27) lassen sich die Spreitenränder in Form eines Spaltes noch deutlich nachweisen. Fig. 15 veranschaulicht außer jenen Übergangsformen zugleich auch den Aufbau der Partialinfloreszenz, die in ihrem obersten Abschnitt rein männliche Blüten, die ihrem untersten, stark reduzierten Abschnitt weibliche Blüten trägt, von denen sich nur eine entwickelt. Der Aufbau der Gesamtinfloreszenz hingegen ist durch reichliche Achsel sproßbildung beträchtlich kompliziert.

Bezüglich der Entwicklungsgeschichte der Infloreszenz von *Coix lacryma jobi* kann auf die reichlich mit Abbildungen versehene Darstellung von Goebel (1884, S. 26) verwiesen werden.

Die steinharte Ausbildung des Involukrums, das — entsprechend seiner Herkunft — von längs verlaufenden parallelen Leitbündelsträngen durchzogen ist, wird durch Verholzung der zwischen den Bündeln gelegenen Parenchymzellen und Einschaltung besonderer Sklerenchymstränge erreicht.

b) *Cornucopiae cucullatum* L. Morphologisch gleichwertig der Involukrallhülle von *Coix lacryma jobi* ist die zwar äußerlich anders gestaltete, insbesondere weicher bleibende Involukralbildung von *Cornucopiae cucullatum* (Fig. 16 I). Ähnlich wie bei *Coix lacryma jobi* läßt sich auch hier die fortschreitende Reduktion des Spreitenteiles an den Hochblättern verfolgen; zwar finden sich bei *C. cucullatum* keine Rudimente mehr am Involukrum selbst, wohl aber ist die Spreitenreduktion der Hochblätter (s) gegen das blütentragende Ende der Pflanze hin deutlich nachweisbar, wie die Fig. III—VI der Abb. 16 veranschaulichen. Von Fig. 16 VI aus ist nur noch ein kleiner Schritt zur Ausbildung des becherförmigen Involukrums (Fig. 16 I). Durch besondere Größe oder Form hervortretende Zähnnchen des Involukralrandes ließen keinerlei Beziehungen zu eventuellen Spreitenrudimenten erkennen. Die Feststellung Goebels (1884, S. 33), daß das Involukrum aus dem Deckblatt des untersten Infloreszenzzweiges hervorgehe, konnte ich an entwicklungsgeschichtlichem Material vollauf bestätigen. Abb. II Fig. 16 veranschaulicht diese Verhältnisse an einem noch sehr jungen Entwicklungsstadium der Infloreszenz von *Cornu-*

copiae cucullatum, an die dann die entsprechende Figur Goebels (Taf. IV, Fig. 64) sich unmittelbar anschließt.

Daß das Involukrum kein besonderes Hüllorgan für in Entwicklung begriffene Ährchen darstellt, sondern lediglich zum Schutze und eventuell auch zur Verbreitung der Früchte dient, geht schon aus Abb. 16 II und aus einem Vergleich mit der Goebelschen Abbildung hervor, wobei sich kaum eine Größenzunahme feststellen läßt, da es sich sehr spät, erst nach völliger Ausbil-

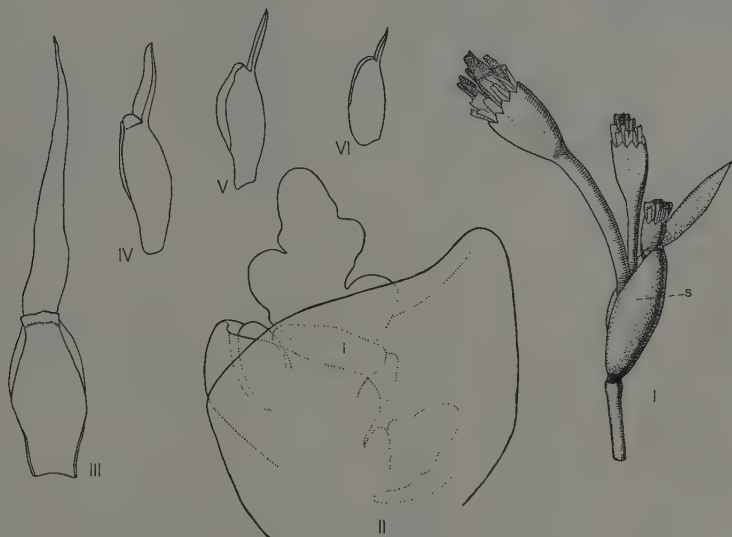


Fig. 16. *Cornucopiae cucullatum* L. I = Infloreszenzstand, II = junge Anlage einer Infloreszenz, III–VI Hochblätter (s) mit terminalwärts fortschreitender Spreitenreduktion. s = Hüllblatt der axillären Infloreszenzstände, i = Involukrum.

dung der Ährchen, endgültig ausgebildet, worauf schon Goebel hinwies. Sogar nach der Befruchtung (offenbar durch interkalares basales Wachstum) findet noch ein schwaches Wachstum des Involukrums statt.

Die Ausgestaltung von Blattscheiden zu Hüllorganen für die Früchte, wie wir sie bei *Coix* und *Cornucopiae* finden, erscheint weniger absonderlich, wenn man bedenkt, daß bei vielen Gräsern schon die rein vegetativen Triebe infolge erst relativ spät einsetzender Internodienstreckung lange Zeit von den tiefer an der Achse ansitzenden Blättern umschlossen sind, und daß gerade die Infloreszenzen oft bis zur Zeit

der Blüte von einer Blattscheide eingehüllt werden. Diesen Hüllfunktionen scheinen die zu Involukralhüllen werdenden Blätter demnach nur in ganz besonderem Maße angepaßt zu sein.

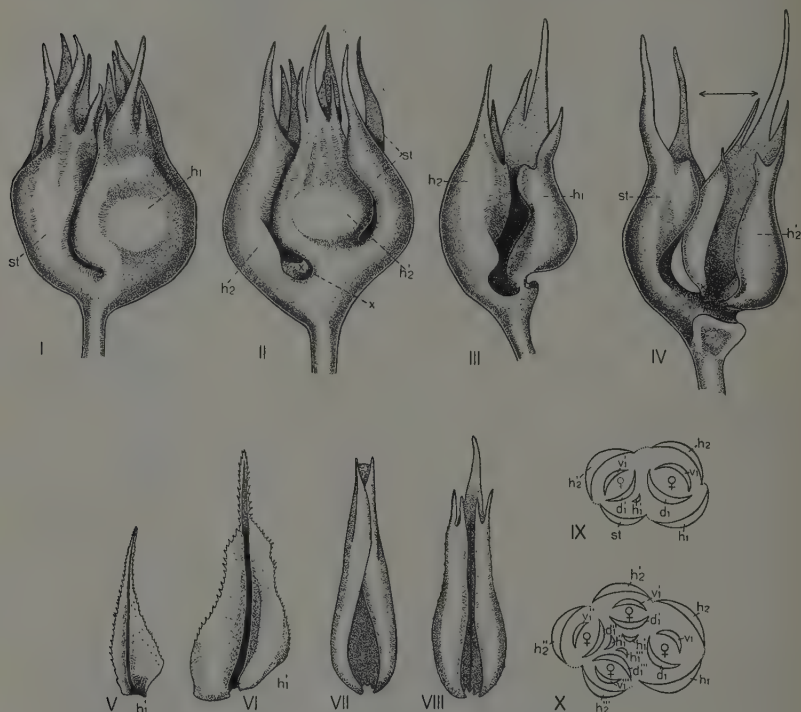


Fig. 17. *Buchloë dactyloides* Engelm. I, II = köpfchenartige weibliche Partialinfloreszenz von zwei Seiten gesehen, III, IV Einzelteile des Involukrums nach einem Schnitt in Richtung $\times - \times$ der Fig. II; V, VI = am Aufbau des Involukrums unbeteiligte erste Hüllspelzen des 2. Ährchens (h'_1), VII = Vorspelze, VIII = Deckspelze, IX, X Diagramm zweier verschieden stark reduzierter weiblicher Partialinfloreszenzen. $h_1, h_2 = 1., 2.$ Hüllspelze des untersten Ährchens, $h'_1, h'_2 = 1., 2.$ Hüllspelze des obersten Ährchens, st = Rudiment des sterilen Ährchens; der Pfeil gibt die Richtung an, in der die Spelzen leicht auseinandergezogen wurden.

c) *Buchloë dactyloides* Engelm. Nicht Blattorgane der Hauptachse der Infloreszenz sind es, die bei *Buchloë dactyloides* die körbchenartige, sehr feste Hülle um die weiblichen Partialinfloreszenzen bilden (Fig. 17 I, II), es sind vielmehr die untersten Blattbildungen der Achsen der Partialinfloreszenz, Hüllspelzen, die unter Verwachsung ihrer Basalregionen

zur Bildung eines Involukrums zusammentreten. Die männlichen Blütenstände der seit den Kulturversuchen von Hitchcock (1895) als monoözisch erkannten eingeschlechtigen Pflanze bieten in unserem Zusammenhang weniger Interesse. Es sind typische Ähren, an denen die einseitwendigen zweiblütigen Ährchen in zwei alternierenden Reihen stehen (vgl. Pilger (1904), Taf. VI, Fig. 15). Die Ährchenzahl in den köpfchenartigen weiblichen Partialinfloreszenzen, die als Ähren mit sehr gestauchter Ährenachse aufzufassen sind, ist in der Regel auf zwei fertile und ein steriles herabgesetzt. Die Fig. 17 I, II zeigen eine derartige Partialinfloreszenz von zwei entgegengesetzten Seiten gesehen. Die anscheinende Spaltung des Involukrums hängt eng mit seiner Genese zusammen.

Das Involukrum bildet sich dadurch aus, daß beide Hüllspelzen des untersten fertilen Ährchens an ihren Basen verschmelzen und sich etwas seitlich zueinander lagern (vgl. Fig. 17 III h_1, h_2). Vom zweiten Ährchen beteiligt sich nur eine, die äußere Hüllspelze, an der Hüllbildung (Fig. 17 IV h'_2 , während die nach innen zu gelegene erste Hüllspelze (h'_1) klein und weichhäutig bleibt. In Fig. 17 V, VI sind derartige erste Hüllspelzen des zweiten Ährchens wiedergegeben. Die noch bestehende Lücke im Involukrum wird durch das nur aus einer einzelnen, mächtig entwickelten Spelze bestehende dritte, sterile Ährchen ausgefüllt (Fig. 17 I, IV, *st*). Der Deutlichkeit halber seien diese Verhältnisse nochmals im Diagramm veranschaulicht (Fig. 17 IX).

Auch bei *Buchloë dactyloides* ist die Ausbildung von meist nur zwei Ährchen innerhalb jeder weiblichen Partialinfloreszenz als Reduktionserscheinung aufzufassen. Deutet darauf schon das dritte, sterile Ährchen hin, so wird diese Auffassung durch das gelegentliche Vorkommen von reicherblütigen Partialinfloreszenzen bewiesen, von denen eine im Diagramm in Fig. 17 X mit vier fertilen Ährchen wiedergegeben ist. Deck- und Vorspelzen sämtlicher fertiler Ährchen sind durchaus gleichgestaltet und in Fig. 17 VII, VIII veranschaulicht, wobei, wie ein Vergleich mit Fig. 17 III, IV zeigt, insbesondere ihre Weichhäutigkeit gegenüber der stark knochenartigen Beschaffenheit der Hüllspelzen zum Ausdruck kommt.

d) **Anthephora Schreb.** Eine ähnliche krugförmige Involukralbildung finden wir in der Gattung *Anthephora*. Auch hier sind verschiedenen Ährchen angehörige Hüllspelzen zur Bildung einer Schutzhülle an ihren Basalzonen miteinander verwachsen und stark lederartig entwickelt. Die Bildung jenes Involukrums ist bereits von Goebel (1884, S. 24) verfolgt und beschrieben worden und gleicht im Prinzip der von *Buchloë dactyloides*.

Zusammenfassung.

1. Es wurden tropische Grasinfloreszenzen untersucht, die sämtlich Hülleinrichtungen für die Ährchen bzw. die reifenden Früchte aufwiesen. Dabei gelang es die Bauverhältnisse, so absonderlich sie bei erster Betrachtung auch erscheinen mochten, in nahe Beziehungen zu jenen bei weniger abweichend gebauten Gramineen zu setzen (*Lolium*) und dadurch jene Baueigentümlichkeiten als nur graduell verschieden zu erkennen. Unter entsprechender Verwendung der morphologischen Vergleichsmethode sowie der Entwicklungsgeschichte traten zwei Entwicklungsrichtungen besonders hervor, die — wie uns das Beispiel *Thuarea involuta* lehrt — nicht isoliert nebeneinander verlaufen, sondern durch Übergänge verbunden sind.

2. Einerseits kann den Hauptachsen der Infloreszenzen unter entsprechender Umgestaltung, die zumeist in der Ausbildung mehr oder weniger tiefer Einbuchtungen besteht, die Hüllfunktion übertragen werden, wobei es prinzipiell bedeutungslos ist, ob die Höhlungen zur Aufnahme von einzelnen Ährchen (*Monerma repens*) oder von Partialinfloreszenzen dienen (*Stenotaphrum subulatum*), da sich erstere in sämtlichen untersuchten Fällen als reduzierte Teilinfloreszenzen erwiesen, speziell als reduzierte Ähren. Dies gilt auch für die „gestielten“ und „sitzenden“ Ährchen der *Rottboellia*. Lediglich die jeweiligen Symmetrieverhältnisse bedingen einen Unterschied in der äußeren Gestaltung, wie eine Gegenüberstellung von *Stenotaphrum subulatum* mit *St. americanum* und verschiedene *Rottboellia*-Arten deutlich vor Augen führten.

3. Durch seitliches Anlegen oder sogar Anwachsen der ährchentragenden oder ährchenfreien Sekundärachsen der Infloreszenz an die Höhlung der Primärachse kann noch eine wesentliche Vertiefung der letzteren erreicht werden (*Stenotaphrum americanum*, *Rottboellia digitata*, *R. compressa*, *R. exaltata* [*R. corymbosa*]).

4. Das Ausstreuen der Früchte erfolgt in der Gattung *Rottboellia* durch Zerfall der Infloreszenzhauptachse in ihre einzelnen Glieder, mit denen die zugehörigen Partialinfloreszenzen verbunden bleiben. Am kompliziertesten gestalten sich diese Verhältnisse durch Ausbildung eines Achsenzapfens und eines entsprechenden Hohlraumes bei *R. exaltata* und *R. corymbosa*. Die Trennflächen der einzelnen Glieder der Infloreszenzachse sind durch Ausbildung eines Trennungsgewebes an den Knotenflächen präformiert.

5. Vor allem in Verbindung mit stark ausgeprägter Dorsiventralität können die Achsen der Infloreszenzen noch auf eine zweite Art den Ährchen- und Fruchtschutz ausüben: durch flügelartiges Auswachsen

ihrer Lateralpartien, die dann die Gesamtheit der ansitzenden Ährchen mantelartig umhüllen (*Paspalum distichum*, *P. scrobiculatum*).

6. Die Infloreszenz von *Thuarea involuta* ist stark dorsiventral abgeflacht und blattartig ausgebildet. Während der Reife des einzigen Fruchtknotens krümmt sie sich an der Ansatzstelle dieses Ährchens tief ein und bildet eine fest verschließende kapselartige Hülle, die als Schwimmapparat dient.

7. Andererseits kann die Hüllfunktion auch von Organen der Infloreszenzachse, Blättern verschiedenster Art, übernommen werden bzw. nur von deren Basalregionen. Im letzteren Falle ließ sich eine weichere Ausbildung der becherartig umgestalteten Blattscheide (*Cornucopiae cucullatum*) von einer steinartigen unterscheiden (*Coix lacryma jobi*). Bestandteile der Ährchen selbst, und zwar die Hüllspelzen, mitunter in Verbindung mit dem knochenartig entwickelten Rudiment eines sterilen Ährchens, bilden durch Verwachsen ihrer Basalzonen das Involukrum der reduzierten weiblichen Partialinfloreszenzen von *Buchloë dactyloides* und von *Antheophora elegans*.

Literaturverzeichnis.

- Goebel, K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. Jb. w. Bot. **14**, 1 (1884).
- , Blütenbildung und Sproßgestaltung. Jena 1931.
- , Organographie der Pflanzen III. 3. Auflage, Jena 1933.
- Hackel, E., Gramineae in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 2, Leipzig 1887.
- , Andropogoneae. Monogr. Phanerogam. A. C. de Candolle, vol. VI. Paris 1889.
- Hitchcock, A. S., Bot. Gaz. **20**, 464, (1895).
- Koorders, S. H., Exkursionsflora von Java. Monokotyledonen. Jena 1911.
- Markgraf, Fr., Das Abbruchgewebe der Frucht von *Aegilops triaristata* Willd. Ber. d. D. b. G. **43**, 117 (1925).
- Nieuwenhuis-Uexküll, M., Die Schwimmvorrichtung der Früchte von *Thuarea sarmentosa* Pers. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. 2ième sér., **3**, 1902.
- Pfeiffer, H., Die pflanzlichen Trennungsgewebe. Handb. Pflanzenanatomie v. Linsbauer I. Abt. 2. Teil. Berlin 1928.
- Pilger, R., Beiträge zur Kenntnis der monoezischen und dioezischen Gramineengattungen. Engl. Bot. Jb. **34**, 377 (1904).
- Payer, J. B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
- Schuster, J., Über die Morphologie der Grasblüte. Flora **100**, 213 (1910).
- Wigand, A., Beiträge zur Morphologie der Grasblüte aus der Entwicklungsgeschichte. Bot. Unters. IV. Braunschweig 1854.

Grundsätzliches zum Stigmarienproblem.

Von **Wilhelm Troll** (Halle a. d. S.).

Mit 5 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Zu den häufigsten pflanzlichen Resten des Karbons gehören die sogenannten Stigmarien (*Stigmaria* Brongniart und *Stigmariopsis* Grand'Eury), Stammstümpfe baumartiger Gewächse, von denen flach streichende, wiederholt gabelig verzweigte wurzelähnliche Äste ausgehen. Ihren Namen haben sie von den zahlreichen Narben erhalten, die gewöhnlich in großer Zahl an den Auszweigungen vorhanden sind und als Abbruchstellen von Anhangsorganen zu gelten haben, die man mit der neutralen, zu keiner bestimmten Deutung verpflichtenden Bezeichnung „Appendices“ belegt hat.

In der Auffassung dieser Stigmarien hat sich heute allgemein die Überzeugung durchgerungen, daß es sich um die Stammbasen von Lepidophyten handelt, namentlich von *Lepidodendron* Sternberg und *Sigillaria* Brongniart. Eine generische oder gar spezifische Identifizierung ist freilich bei der Gleichförmigkeit des Gesamtaufbaues und der Oberflächenstrukturen nicht möglich. Nur *Stigmariopsis*, ausgezeichnet durch ihre abweichende Verzweigung, läßt eine Unterscheidung zu und wird als Stammbasis von Subsigillarien angesehen.

In der morphologischen Deutung der Stigmarien allerdings herrscht nicht dieselbe Einheitlichkeit der Auffassung, so daß nach wie vor von einem Stigmarienproblem gesprochen werden kann. Die Diskussion darüber ist gerade neuerdings durch Weiss (15) und Hirmer (9) wieder angeregt worden. Doch wurde die alte Frage dadurch einer endgültigen Lösung nicht näher gebracht, wenn man von einer solchen bei dem Mangel an entscheidenden Entwicklungsstadien überhaupt sprechen will.

Die ältere, von Schimper (12, S. 111) herrührende Anschauung geht dahin, daß in den Stigmarien und ihren Appendices beblätterte Rhizome vorliegen, vergleichbar den gabelig sich verzweigenden, allerdings blattlosen Rhizomen von *Psilotum* (Rhizomtheorie). Diese Deutung wurde namentlich von französischen Autoren (Grand'Eury, Renault) aufgenommen, nach denen sich die Entwicklung des Vegetationskörpers der *Stigmaria* längere Zeit auf die Bildung dichotom verzweigter Rhizomäste beschränkte, deren einzelne sich aufgerichtet haben und als „bourgeons aériens“ zu den Stämmen ausgewachsen sein sollen. Auch Hirmer (8, S. 181) spricht noch, trotz seiner sonst anders gearteten Auffassung, von „Rhizomspossen“, obwohl schon Graf zu Solms-Laubach (14, S. 301) empfohlen hat, „der betreffenden Meinung der französischen Autoren gegenüber sich ablehnend zu verhalten, solange diese keine stärkeren Beweismittel beizubringen vermögen“. Unter einem Rhizom verstehen wir bekanntlich einen geophilen Sproß, der seine Erneuerungsknospen unterirdisch oder in Bodennähe anlegt. Solche Erneuerungs-

knospen haben sich an den Stigmariästen bisher nicht nachweisen lassen, wie überhaupt der Stamm nicht als photophile Fortsetzung eines rhizomartigen unterirdischen Verzweigungssystems erscheint, sondern umgekehrt die unterirdischen Teile deutlich den oberirdischen entspringen. Das betont auch Scott (13, S. 238), wenn er sagt: „Those Stigmariae are evidently appendages of the aërial stems, and not their parent organs.“

Der Rhizomtheorie steht die Wurzelträgertheorie der Stigmarien gegenüber, nach der die Stigmarienäste den Wurzelträgern (Rhizophoren) der Selaginellen vergleichbare Bildungen wären. Ihre gabelige Verzweigung, ihr anatomischer Bau, ihre Blattlosigkeit und Fähigkeit, in Form der Appendices Wurzeln hervorzubringen, legen diese Deutung, für die vor allem Bower (1, S. 220) und Scott (13, S. 239) eingetreten sind, sehr nahe. Letzterer äußert sich darüber folgendermaßen: „The best analogy we can find for the stigmatic organs is in the rhizophores of *Selaginella*. . . . The position of the rhizophores on the stem is, it is true, very different in the two genera, but this is not an insuperable difficulty, for we are not assuming a strict homology, but rather suggesting a parallel modification.“

Nur der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß man *Stigmaria* auch mit dem Stammbau von *Isoetes* in Beziehung gebracht hat. Kritisch hat sich darüber bereits Fitting (5, S. 441) geäußert. Das morphologische Problem, das die Stigmarien aufgeben, kann durch einen solchen Vergleich aber nicht gefördert werden, wir wüßten denn zuvor, was es mit den Leitbündelhörnern des *Isoetes*-Stammes für eine Bewandnis hat. Sollte es sich wirklich — was ich sehr bezweifeln möchte — um eine mit der Stigmarienbildung vergleichbare Struktur handeln, so lautete die Frage für beide gemeinsam: mit welchen anderen, einwandfrei deutbaren Organen rezenter und fossiler Lycopodiales sind sie homolog zu setzen?

Einen sehr unglücklichen Deutungsversuch, der teilweise auf der Wurzelträgertheorie fußt, hat Hirmer in seinem Handbuch der Paläobotanik (8, S. 337) und neuerdings in einer besonderen Studie (9, S. 47) unternommen. Es werden darin Annahmen über die gänzlich unbekannte Embryologie der Lepidophyten gemacht, die im Widerspruch zu der Embryobildung aller uns bekannten Pteridophyten stehen und schon aus diesem Grunde unhaltbar sind. Wir werden diese Ableitung im I. Abschnitt dieser Abhandlung einer ablehnenden Kritik unterziehen und damit aus der weiteren Diskussion des Problems ausschalten.

Der II. Abschnitt ist der Morphologie des vegetativen Systems von *Selaginella* gewidmet. Auch dabei sind zunächst grundsätzliche Fragen wie die nach dem Einfluß der Symmetrieverhältnisse auf die dichotome Verzweigung zu klären. Vor allem jedoch werden wir uns auf die Jugendstadien der Selaginellen zu beziehen haben, wobei sich Übereinstimmungen mit den Lepidophyten ergeben werden, die wir nicht bloß als „parallel modification“ sondern geradezu als „strict homology“ (Scott) bezeichnen können. Damit aber haben wir das ganze Problem in die morphologische Sphäre gerückt, d. h. einer Diskussion unter dem Gesichtspunkt typologischer Ähnlichkeit zugänglich gemacht.

Die Behandlung des Stigmarienproblems selbst ist dem III. Abschnitt vorbehalten.

I.

Nach Hirmer (9, S. 52) liegt in der stigmaroiden Ausbildung der Stammbasis der Lepidophyten „eine Bildung vor, die unter den

übrigen höheren Pflanzengruppen ohne Homologen ist: nämlich daß die betreffenden Pflanzen offenbar zwei Sproßpole besitzen, wobei diese sich in prinzipiell gleicher Weise entwickeln und verzweigen“. Und zwar wird die „Bipolarität“ bereits auf das Embryonalstadium verlegt. Der Embryo soll zwei Sproßpole besessen haben und es sollen „tatsächlich offenbar beide Embryohälften organogenetisch tätig gewesen“ sein, „indem aus der einen der Scheitel des oberirdischen Stammes, aus der anderen der der stigmarioiden Basis hervorgegangen zu sein scheint“ (8, S. 339). Eine Stütze für diese ungewöhnliche Annahme glaubt Hirmer in der Embryologie der rezenten *Lycopodiales* und *Pteridophyten* überhaupt finden zu können.

Man hat bei den *Pteridophyten* bekanntlich zwischen exoskopen und endoskopen Formen zu unterscheiden, je nachdem der Sproßscheitel des Embryos ursprünglich dem Archegonhals zugekehrt oder von ihm abgewendet ist. Exoskop sind die Embryonen von *Isoëtes*, *Tmesipteris* und *Equisetum*, endoskop vor allem die von *Lycopodium* und *Selaginella*. Indes braucht die Verschiedenheit keine grundsätzliche zu sein. Es hat besonders Goebel (6, S. 224) darauf hingewiesen, daß das exoskope Verhalten auf einer Drehung der Polarität beruhen kann. Man könnte darnach die exoskopen Embryonen aus einer Drehung der endoskopen um 180° hervorgehen lassen — eine Auffassung, die durch die Krümmung, welche die ursprünglich rein endoskopen Embryonen von *Lycopodium* und *Selaginella* im Verlauf ihrer Entwicklung erfahren, und die teils endoskope teils plagioskope Lagerung der Embryonen bei den *Filicales* nahegelegt wird, zumal analoge Erscheinungen auch bei der Sporenkeimung zu beobachten sind. Jedenfalls wird durch diesen Gesichtspunkt Einheitlichkeit in die Embryologie der *Pteridophyten* gebracht.

Hirmer dagegen legt umgekehrt Wert darauf, daß zweierlei verschiedene Anordnungen vorkommen. Er sieht darin einen Ausdruck der originären „Bipolarität“ des *Pteridophyten*- bzw. *Lycopodiinen*embryos, dessen beide Pole zur Hervorbringung eines Sproßvegetationspunktes befähigt gewesen sein sollen. Bei den rezenten *Pteridophyten* wäre es zur Reduktion von jeweils einem Vegetationspunkt gekommen: des nach außen schauenden bei den endoskopen, des nach innen gewendeten bei den exoskopen Formen. Die *Lepidophyten* dagegen wären dadurch ausgezeichnet gewesen, daß beide Pole in gleicher Weise tätig waren.

Aber auch in der Embryoentwicklung von *Selaginella* glaubt Hirmer noch Anklänge an eine ursprüngliche Bipolarität entdecken zu können, obwohl „bei allen Formen der rezenten *Lycopodiales* eine im wesentlichen unipolare Sproßentwicklung stattfindet: indem nur

jeweils eine Embryohälfte mit der Sproßbildung betraut ist, und die andere Embryohälfte nur entwickelt ist als Embryoträger (Suspensor) oder haustorial wirkender Fuß, der nach den ersten Keimungsstadien bald zugrunde geht“ (9, S. 53). Bei *Selaginella* nämlich gibt es Formen, bei denen aus der hypobasalen Hälfte des jungen Embryos nicht nur, wie bei *S. Martensii*, der Embryoträger, sondern auch das Haustorium und der Keimwurzelträger (*S. denticulata*, *S. rubricaulis*), ja sogar das Hypokotyl seinen Ursprung nimmt, so daß die epibasale Hälfte nur den Sproßvegetationspunkt liefert (*S. Galeottii*). Der Lage der Basalwand, auf deren Auftreten die Gliederung des Embryonalkörpers in die beiden „Hälften“ zurückgeführt wird, kommt jedoch, wie auch Goebel (7, S. 1126) betont, für den Gesamtaufbau des Embryos so wenig eine größere Bedeutung zu, wie es für die Gestaltung des Embryos der Samenpflanzen bzw. Angiospermen gleichgültig ist, ob der Embryonalkörper nur aus der Apikalzelle (einschließlich der Hypophyse) hervorgeht oder ob in ihn auch Zellmaterial in größerem Umfang einbezogen wird, das aus Teilungen der Basalzelle stammt. In ihrer Organbildung weisen die Embryonen der Selaginellen eine so weitgehende Übereinstimmung auf, daß von einer stärkeren Betonung der basalen Hälfte, welche als Anhaltspunkt für die Annahme von Bipolarität dienen könnte, nicht gesprochen werden darf.

Eine weitere Schwierigkeit soll am Beispiel des exoskopem Embryos von *Isoetes* erläutert werden, mit seinem dem Archegonhals zugekehrten Sproßvegetationspunkt, dem das Saugorgan (der „Fuß“) gegenüberliegt. Hirmer (9, S. 55) glaubt, man könne sich „mit gutem Recht vorstellen, daß, was bei *Isoetes* haustorialer Fuß ist, bei Lepidophyten und *Pleuromeia* eben zur stigmarioiden Basis geworden ist“. Statt des Fußes wäre also am Lepidophytenembryo der Stigmarien-Vegetationspunkt vorhanden gewesen, wie das auch in dem Schema Abb. 5 bei Hirmer (9, S. 55) zum Ausdruck gebracht ist. Es dürfte kaum ein Zweifel bestehen, daß das Fehlen eines Fußes gerade bei den Lepidophyten denkbar unwahrscheinlich ist. Sie besaßen große, denen von *Selaginella* ähnliche Makrosporen¹⁾, die unter dem Sammelnamen *Triletes* Reinsch

1) Wir halten mit Absicht diese ursprüngliche Bezeichnung fest, die erfreulicherweise auch von Harder in dem Strasburgerschen Lehrbuch der Botanik beibehalten wird gegenüber der aus der angelsächsischen Literatur auch bei uns eingedragenen Mode, von „Megasporen“ zu sprechen. Es fällt ja auch niemandem ein „megaskopische“ statt makroskopische Beobachtung oder „Megakosmos“ statt Makrokosmos zu sagen. Die Übernahme der Bezeichnung „Megaspore“ ließe sich noch erwägen, wenn sie wenigstens sprachlich richtig wäre, es also „Megalospore“ hieße. Im übrigen bedeutet das griechische makros nicht nur lang, sondern auch groß im Sinne von umfangreich, so daß gegen die Wortbildung „Makrospore“ auch von der sprachlichen Seite nichts einzuwenden ist.

bekannt sind, ferner Makroprothallien, die größtenteils innerhalb der Makrospore verblieben und von denen auch Hirmer (8, S. 306) sagt, daß ihr von der Spore eingeschlossener Teil ähnlich wie bei den rezenten heterosporen *Lycopodiales* eine „reservestoffreiche Gewebepartie“ darstellte. Und just den Embryonen dieser Pflanzen sollte ein Saugorgan in Gestalt eines „Fußes“ abgegangen sein?

Alles in allem: Für die Annahme einer Bipolarität des Lepidophytenembryos fehlen alle Anhaltspunkte, so daß sich als die natürlichste Auffassung diejenige ergibt, daß er in den Grundzügen seiner Gestaltung mit den Embryonen der rezenten *Lycopodiales* übereinstimmt. Diese weisen ja in ihrem sonstigen Bau altertümliche Züge genug auf, um die Anschauung zu rechtfertigen, daß sie auch in der Embryoentwicklung den Typus ihrer paläo- und mesophytischen Vorfahren bewahrt haben.

Die basalen Auszweigungen am Stamm der Lepidophyten können also nicht als Produkte eines dem Stammvegetationspunkt gegenüberliegenden zweiten Vegetationspunktes verstanden werden. Nehmen wir dagegen eine prinzipielle Übereinstimmung mit den Embryonal- und Jugendstadien der rezenten *Lycopodiales* an, so ergibt sich auf Grund der schon in der Einleitung erwähnten Wurzelträgertheorie eine Lösung des Stigmarienproblems, gegen die ernstliche Bedenken nicht erhoben werden können. Die Grundlagen dazu soll der nächste Abschnitt schaffen, der sich mit der Wurzelträgerbildung in der Gattung *Selaginella* befaßt.

II.

Die Wurzelträger der Selaginellen sind sehr eigentümliche Organe nicht nur durch ihre Blattlosigkeit und die Fähigkeit der Wurzelbildung, die den beblätterten Sprossen abgeht, sondern auch durch ihre Stellung an der Pflanze. Sie finden sich nämlich, wenn man von den Jugendstadien absieht, ausschließlich an den Verzweigungsstellen der vegetativen Triebe in Einzahl auf der Ober- und Unterseite, wo sie exogen unmittelbar am Scheitel und vermutlich zugleich mit den betreffenden Verzweigungen angelegt werden. Zur Ausbildung aber kommen sie an den aufsteigenden Trieben der meisten Arten nur in den basalen Teilen der Pflanze. Sie wachsen unter gleichzeitiger dichotomer Verzweigung nach unten auf das Substrat zu, um in ihm endogen entstehende echte Wurzeln zu bilden.

Die morphologische Natur der Wurzelträger, lange Zeit heftig umstritten, wurde vor allem durch Pfeffer, Bruchmann und Goebel geklärt, die zeigten, daß es sich um eigenartig modifizierte Sprosse handelt.

Dies wird namentlich durch die Möglichkeit bestätigt, sie auf experimentellem Wege in beblätterte aufrechte Sprosse überzuführen. Bei *S. grandis* sind sie sogar normalerweise als solche ausgebildet, wenn sie auch unter gewöhnlichen Verhältnissen klein und unscheinbar bleiben. Diese Wurzelträger von *S. grandis* sind zum Unterschied von den dorsiventralen und im Zusammenhang damit anisophyllen Laubtrieben isophyll beblättert — ein Hinweis darauf, daß in ihnen radiäre Organe vorliegen. Das gilt, wie die runde Querschnittsform und teilweise der anatomische Bau zeigt, auch für die blattlosen Wurzelträger der anderen Selaginellen. Mit dem radiären Bau steht die orthotrope Wuchsrichtung und nicht zuletzt die Art ihrer Verzweigung in Beziehung, die uns im Hinblick auf den Vergleich mit den Stigmarien der Lepidophyten besonders interessiert.

Bevor wir jedoch darauf eingehen, ist es notwendig eine Frage zu erörtern, die eigentlich der allgemeinen Morphologie angehört, erstaunlicherweise aber bis heute nicht aufgeworfen wurde, geschweige denn eine eingehendere Bearbeitung erfahren hat. Gemeint ist der Einfluß der Symmetrieverhältnisse auf die Art der dichotomen Verzweigung. Eine ausführliche Behandlung dieser wichtigen, ja in vieler Hinsicht grundlegenden Frage muß einer Spezialuntersuchung vorbehalten bleiben. An dieser Stelle sollen nur die allgemeinen Gesichtspunkte an Beispielen entwickelt werden, die aus dem systematischen Bereich der Pteridophyten gegriffen sind. Erst anschließend daran werden die Verhältnisse bei *Selaginella* besprochen werden. Eine besondere Beachtung müssen dabei die Jugendstadien erfahren, weil an sie im nächsten Abschnitt bei der Erörterung des Stigmarienproblems anzuknüpfen sein wird.

Die gabelige oder dichotome Verzweigung tritt uns bekanntlich in zwei Formen entgegen. Entweder die einzelnen Gabeläste sind in einer Ebene ausgebreitet oder aber es schneidet jede folgende Gabelungsebene die vorhergehende rechtwinkelig. Wir können von einem flabellaten und einem cruciaten Typus der Dichotomie sprechen. Und es kann von vorneherein vermutet werden, daß die cruciate Form an radiären, die flabellate an bilateralen und dorsiventralen Organen auftritt. Dafür seien nachfolgend einige Belege beigebracht.

a) **Farne.** Die Sprosse der Farne (gewöhnlich als Rhizome bezeichnet) sind entweder radiär, d. h. allseits gleichmäßig gebaut und wachsen dann aufrecht — oder sie sind dorsiventral und kriechend, liegen also mit ihrer Unterseite dem Substrat auf bzw. sind in ihm verborgen. Unter den letzteren gibt es eine ganze Reihe

rein dichotom sich verzweigender Formen, deren Gabelungen alle in eine Ebene fallen (*Lygodium*, *Gleichenia*, *Dryopteris*-Arten wie *D. Linnaeana* C. Christ. und *D. Thelypteris* A. Gray).

b) **Psilotum.** Hier begegnen wir teils flabellater, teils cruciater Gabelanordnung. An den Rhizomen von *P. triquetrum* Sw., die keine entschiedene radiäre oder dorsiventrale Symmetrie erkennen lassen, scheinen beide Typen nebeneinander vorzukommen. Anders an den photophilen Trieben, die aus den Enden von Rhizomästen dadurch hervorgehen, daß diese über das Substrat sich erheben. Sie sind bei *P. triquetrum* rein cruciat verzweigt und verdanken diesem Umstand ihr buschiges Aussehen. Im Einklang damit steht ihr strahliger Bau, der besonders in der radiären Anordnung des Leitgewebes zum Ausdruck kommt. Die Rippung der Triebe rührt her von den mit der Achse auf lange Strecken vereinigten Blattbasen. Zum Unterschied von dieser Art hat *P. flaccidum* Wall. ausgesprochen dorsiventrale bzw. bilaterale, bandartig flache Lichtsprosse, die auch zweizeilig beblättert sind und in Büscheln von den Bäumen, auf denen die Pflanze ebenso wie *P. triquetrum* epiphytisch wächst, herunterhängen. Vor allem aber interessiert uns hier die Tatsache, daß, wie Pritzel (11, S. 610) angibt, die Gabelungen bei dieser Art „alle in eine Ebene zu fallen“ pflegen. Schöner als durch diese beiden Psilotum-Arten könnte der Zusammenhang des Gabelungsmodus mit den Symmetrieverhältnissen kaum demonstriert werden.

c) **Lycopodium.** Hier werden von Pritzel (10, S. 592) zwei Untergattungen unterschieden, *Urostachya* und *Rhopalostachya*. Erstere umfaßt Arten mit streng radiären Sprossen, was abgesehen vom anatomischen Bau in der isophyllen Beblätterung sich kundgibt. Dem entspricht die Verzweigung in regelmäßigen cruciaten Gabelungen. Als Beispiele seien angeführt *L. Selago* L. und *L. saururus* Lam. mit aufrechten Trieben und die epiphytischen Arten *L. squarrosum* Forst., *L. himalaicum* L. und *L. verticillatum* L., deren bindfadenartig dünne Sprosse schlaff von den Ästen herabhängen, auf denen die Pflanze sich angesiedelt hat. Die hängende Wuchsform geht aber zweifellos ebenso wie die aufrechte der erstgenannten Arten auf orthotropes Wachstum zurück, das hier offenbar von positiv-geotropischem Verhalten bestimmt wird.

Dorsiventrale Sproßsysteme besitzen die Arten der Untergattung *Rhopalostachya*. Außerdem erfolgt bei ihnen die Verzweigung nicht rein dichotom (isotom), sondern es ist eine das ganze Sproßsystem beherrschende Hauptachse vorhanden, von der reich verzweigte Seitentriebe ausgehen (z. B. *L. clavatum* L. und *L. annotinum* L.). Es handelt sich aber nur um ein scheinbares Monopodium. In Wirklichkeit liegt Anisotomie vor, d. h. eine Form der Gabelung, bei welcher Äste von ungleicher Länge und Stärke entstehen. Die schwächeren werden zu Seitentrieben, an denen schließlich auch die Blüten entstehen; die stärkeren Äste wachsen nur vegetativ und bilden in ihrer Gesamtheit die Hauptachse. Die Gabelungen fallen sowohl an der Hauptachse wie an den Seitenachsen alle in eine Ebene, die mit der Transversalebene der Sprosse identisch ist. Denn diese sind, auch wenn sie äußerlich radiär gebaut zu sein scheinen, in Wirklichkeit doch dorsiventral. Goebel (6, S. 325) stellt die genannten Arten, denen sich auch noch *L. inundatum* L. anreihen läßt, zu jenen mit „wenig auffallender Dorsiventralität“.

Noch deutlicher treten die Beziehungen zwischen Sproßbau und Verzweigungsform bei *L. complanatum* L. hervor. Es besteht hier, worauf ebenfalls Goebel (6, S. 326) hinweist, ein auffallender Unterschied zwischen den unterirdischen

Hauptachsen und den als Assimilationssprosse funktionierenden Seitenachsen. Diese besitzen einen bilateralsymmetrischen bzw. dorsiventralen Bau und eine ausgesprochen anisophylle Beblätterung. Ihre Verzweigung ist eine dichotom-fächerförmige, erfolgt also in einer einzigen Ebene. Die unterirdischen Sprosse dagegen „sind radiär, mit spiraliger Blattstellung versehen, von (annähernd) zylindrischem Querschnitt, mit Blättern, die alle gleich ausgebildet sind, und einem Gefäßbündelkörper, der gleichfalls radiär ist.“ Und Goebel (a. a. O., S. 327) fügt, was hier von besonderer Bedeutung ist, hinzu: „Auch die Verzweigung erfolgt an den unterirdischen Sprossen im Gegensatz zu den oberirdischen nicht in einer Ebene.“ Wir haben also ein Verhalten, wie es ähnlich an den aufgerichtet wachsenden, bäumchenartig verzweigten Lycopodien der Cernuum-Gruppe (z. B. *L. cernuum* L.) uns entgegentritt. Jedoch bedürfte die Verzweigung der Pflanze eine gründliche Einzeluntersuchung, die sich namentlich auch auf die Übergänge zwischen der radiären und dorsiventralen Sproßform zu erstrecken hätte. Denn auch die dorsiventralen Sprosse sind ursprünglich radiär und isophyll und gewinnen ihre Dorsiventralität erst allmählich. Wahrscheinlich geht mit dieser Umstellung im Sproßbau der Übergang von cruciater zu flabellater Verzweigung Hand in Hand.

Daß an den gabelig verzweigten Wurzeln der Pteridophyten dieselben Verhältnisse wiederkehren wie an den Sprossen, sei nur kurz erwähnt, zumal auch hier eingehendere Untersuchungen fehlen.

Wenn wir nunmehr zur Behandlung von *Selaginella* übergehen, so ist in erster Linie der streng dorsiventrale Bau der beblätterten Sprosse zu erwähnen, die demzufolge auch anisophyll beblättert sind. Die scheinbar monopodiale Verzweigung ist als Anisotomie aufzufassen, denn auf dem Jugendstadium geht ihr isotome Gabelung voraus. Die Verzweigung findet der Dorsiventralität entsprechend in einer einzigen Ebene statt. Die Sproßsysteme wachsen bei den einfacheren, wenig differenzierten Formen (*S. Martensii* Spring. und *S. helvetica* Link. mögen als Beispiele genannt sein) plagiotrop, d. h. sie steigen entweder schräg aufwärts oder kriechen am Boden hin.

Wie ordnen sich nun die Wurzelträger in das Sproßsystem ein? Die Frage hängt eng zusammen mit der Deutung der Wurzelträger. Hirmer (9, S. 54 und Schema Abb. 4b) faßt sie als blattlose Seitenäste des Sproßsystems auf, die aus der Gabelung der beiden Äste einer Verzweigungsstelle hervorgegangen sind in der Weise, daß die beiden Laubäste sich in einer zur Verzweigungsebene des übrigen Sproßsystems senkrechten Ebene geteilt haben. „Daß die Ebene der beblätterten Sprosse im Kreuz steht mit der Ebene der Wurzelträger, ist nur eine Konsequenz der stark ausgeprägten bilateralen Symmetrie oder Dorsiventralität der meisten *Selaginella*-Sprosse.“ Hirmer nimmt also 1. eine Verzweigung der die Wurzelträger liefernden Gabeläste senkrecht zur Hauptebene der Verzweigung und 2. eine Verschiebung der Wurzelträger aus seitlicher in mediane Stellung an — beides will-

kürliche Konstruktionen, die gemäß unseren vorausgegangenen Ausführungen über den Einfluß der Symmetrie auf die gabelige Verzweigung unzulässig sind. Denn die Symmetrieverhältnisse üben, was die Erfahrung stets erneut bestätigt, einen geradezu diktatorischen Einfluß auf die Organbildung aus und entscheiden nicht nur darüber, wo ein Organ steht, sondern auch, wo es entsteht. Wären die Wurzelträger blattlos gewordene Gabeläste des Sproßsystems, so hätten sie dessen Verzweigungsebene gar nicht verlassen können. Wohl aber ist es denkbar, daß sie als selbständige Organe in der Medianebene des ganzen Verzweigungssystems aufgetreten sind. Es ist deshalb ganz natürlich, daß auch die Entwicklungsgeschichte für die Deduktionen Hirmers keinen Anhaltspunkt liefert. Die Wurzelträger entstehen vielmehr von vornherein vollkommen selbständig an dem Platz, den sie auch später einnehmen. Wer angesichts dieses Mangels eines entwicklungsgeschichtlichen Beleges der Verschiebung den Vorgang als einen stammesgeschichtlichen betrachten wollte, von dem Spuren in der Einzelentwicklung nicht mehr zu erkennen sind, würde die Haltung streng empirischer Forschung zugunsten einer Spekulation verlassen, der auch die Symmetrieverhältnisse des Vegetationskörpers von *Selaginella* im Wege stehen.

Aber auch der Bau und die Verzweigung der Wurzelträger selbst spricht gegen die Hirmersche Ableitung derselben. Wie schon erwähnt, sind sie von radiärem Bau und deshalb auch bei *S. grandis* isophyll beblättert, unterscheiden sich darin also grundsätzlich von den dorsiventralen anisophyllen Laubsprossen. Ihr radiärer Bau kommt in ihrem orthotropen, nach der Erde hin gerichteten Wuchs und ihrer Verzweigung zur Geltung. Diese erfolgt nicht in einer Ebene wie an den dorsiventralen Blattsprossen, sondern in gekreuzten Ebenen. Der Einfluß, den die Symmetrieverhältnisse auf die dichotome Verzweigung nehmen, tritt uns hier also an den Organen ein und derselben Pflanze anschaulich entgegen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: die Ableitung Hirmers zeigt nicht, „wie man sich die Verhältnisse primär vorzustellen hat“ (9, S. 54), sondern im Gegenteil, wie man sie sich unter keinen Umständen vorstellen darf, wenn man nicht schwere Verstöße gegen fundamentale Symmetrieregeln begehen will. Man wird bei einer nur am Objekt orientierten Stellungnahme in Übereinstimmung mit der Haltung, die Goebel (6, S. 122) dem Wurzelträgerproblem gegenüber eingenommen hat, den Wurzelträgern am besten ihre Sonderstellung belassen, mit der auch ihre dem sonstigen Verzweigungsschema der Selaginellen sich

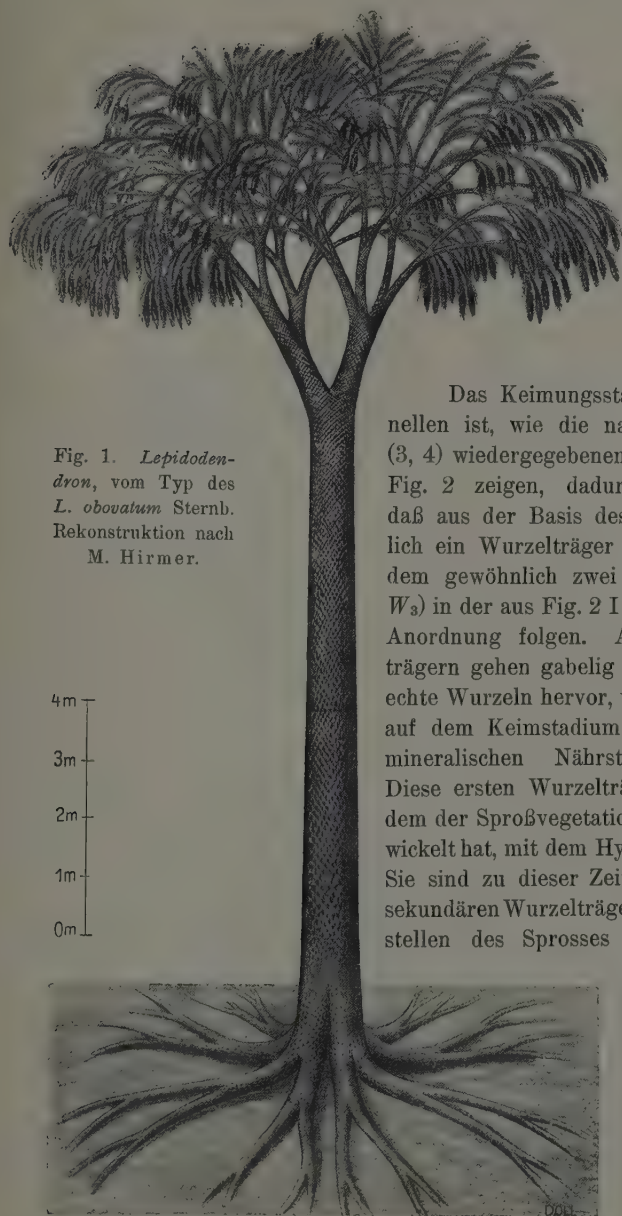


Fig. 1. *Lepidodendron*, vom Typ des *L. obovatum* Sternb. Rekonstruktion nach M. Hirmer.

nicht f ü g e n d e Anordnung zusammenhängen dürfte. Dafür spricht auch, daß sie an den Keimpflanzen schon vor der Bildung der späteren beblätterten Triebe auftreten.

Das Keimungsstadium der Selaginellen ist, wie die nach Bruchmann (3, 4) wiedergegebenen Abbildungen der Fig. 2 zeigen, dadurch ausgezeichnet, daß aus der Basis des Hypokotyls seitlich ein Wurzelträger (W_1) sich bildet, dem gewöhnlich zwei weitere (W_2 und W_3) in der aus Fig. 2 I u. II ersichtlichen Anordnung folgen. Aus den Wurzelträgern gehen gabelig sich verzweigende echte Wurzeln hervor, welche die Pflanze auf dem Keimstadium mit Wasser und mineralischen Nährstoffen versorgen. Diese ersten Wurzelträger gehen, nachdem der Sproßvegetationspunkt sich entwickelt hat, mit dem Hypokotyl zugrunde. Sie sind zu dieser Zeit bereits von den sekundären Wurzelträgern der Gabelungsstellen des Sprosses (W_s in Fig. 2 I und II) ersetzt.

Wir können dieses Verhalten mit der homorhizen Wurzelbildung vergleichen, wie sie bei den meisten Pteridophyten

als ursprüngliches und bei den Monokotylen und vielen Dikotylen als abgeleitetes Merkmal uns entgegentritt. Die Selaginellen wären dementsprechend homorhizophor zu nennen. Eine Ausnahme macht nur *S. spinulosa* A. Br. Wie die Untersuchungen Bruchmanns (2) gezeigt haben, bleiben hier die allerdings sehr kurzen primären Wurzelträger zeitlebens erhalten und werden außerdem von einer Anzahl Wurzeln gefolgt, die direkt aus einem erst sekundär sich bildenden Gewebekomplex der verdickten Keimachsenbasis entspringen. An den epikotylen Sproßteilen

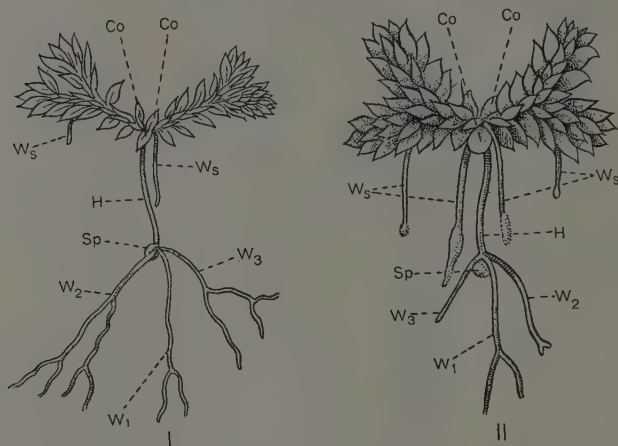


Fig. 2. Keimpflanzen von *Selaginella kraussiana* A. Br. (I) und *S. denticulata* (L.) Link (II). Sp Makrospore, H Hypokotyl, Co Kotyledonen, W₁ Keimwurzelträger, W₂ und W₃ 2. und 3. hypokotyle Wurzelträger, W_s epikotyle Wurzelträger an den Gabelungsstellen der Sprosse. Vergr. in I 2 fach, in II 6 fach.

Nach Bruchmann.

bringt *S. spinulosa* keinerlei Wurzelträger hervor. Wir haben also ein der allorhizen Wurzelbildung von Gymnospermen und Dikotylen vergleichbares Verhalten vor uns und können *S. spinulosa* als allorhizophore Art den übrigen homorhizophoren Selaginellen gegenüberstellen.

Die Einzelheiten mag man aus den Darstellungen der Fig. 3 entnehmen. Es sei nur noch kurz die Entstehungsfolge der primären Wurzelträger hervorgehoben. Der erste entsteht schon am älteren Embryo und ist deshalb auch an den Keimpflanzen zunächst allein vorhanden (W₁ in Fig. 3 I). Nach diesem Keimwurzelträger bildet sich aus der inzwischen angeschwellenen Basis des Hypokotyls ein

zweiter (W_2) rechts vom Embryoträger bei der in Fig. 3 V gewählten Orientierung der Keimstammbasis. Der dritte (W_3) wird dem zweiten gegenüber auf gleicher Höhe der Achse angelegt, wie besonders Fig. 3 IV zeigt und Fig. 3 V in Vorderansicht erkennen läßt. Von W_4 ab handelt es sich um aus dem Hypokotyl direkt hervorbrechende Wurzeln.

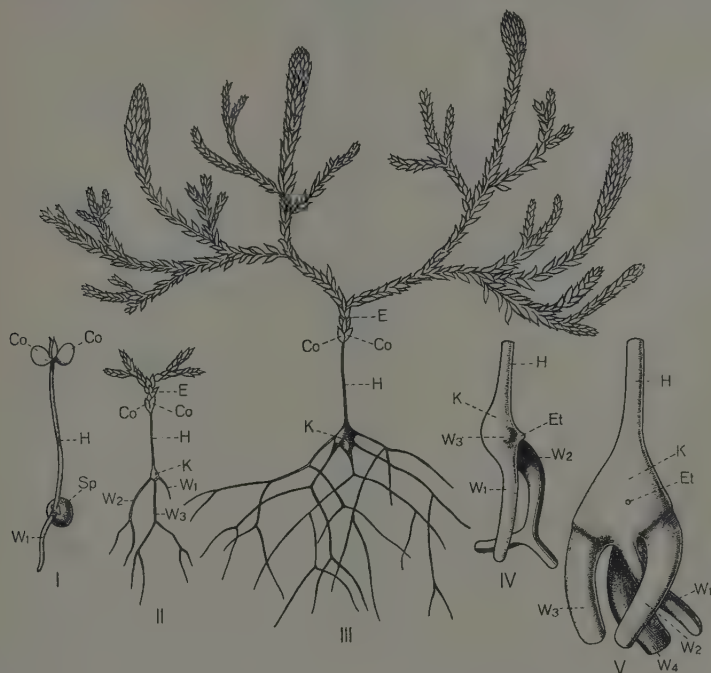


Fig. 3. *Selaginella spinulosa* A. Br. I junge und II ältere Keimpflanze, III ältere Pflanze, IV und V Staminalgrund einer jüngeren und älteren Keimpflanze. Sp Makrospore, H Hypokotyl, Co Kotyledonen, E epikotiler beblätterter Sproßabschnitt, K verdickte Basis des Hypokotyls, Et Embryoträger, W_1 — W_4 die aus dem Staminalgrund entspringenden Wurzelträger bzw. an diesen gebildeten Wurzeln. Diese sind besonders in V von den als basale Verdickung erscheinenden, exogen entstehenden Wurzelträgern deutlich abzugrenzen. I—III nur wenig, IV und V stärker vergr. Nach Bruchmann.

Wir haben also auf frühen Entwicklungsstadien des Vegetationskörpers von *S. spinulosa* neben dem Keimwurzelträger noch zwei weitere, die auf gleicher Höhe der Achse einander gegenüberstehen.

Aber auch noch in anderen Eigenschaften verhält sich *S. spinulosa* abweichend von den übrigen Arten der Gattung. Bei diesen teilt sich der Stammscheitel gewöhnlich unmittelbar über den Kotyledonen in

zwei Äste, die bei *S. Martensii*, *S. denticulata*, *S. Kraussiana* und anderen vollkommen gleichmäßig entwickelt werden, so daß eine reine Dichotomie vorliegt (Fig. 2 I und II). Die erste Verzweigungsebene schneidet die Mediane der beiden Kotyledonen senkrecht. Die primären Gabeläste verzweigen sich abermals dichotomisch, aber in einer Ebene, die zur ersten Gabelungsebene gekreuzt steht. Erst die folgenden Verzweigungen fallen alle in eine Ebene, welche mit der zweiten Gabelungsebene identisch ist. Die Entwicklung des Verzweigungssystems beginnt also cruciat und isotom. Die flabellate Form stellt sich erst bei Anlegung der Gabeläste 3. Ordnung ein, wobei auch die bisher isotome Gabelung in Anisotomie übergeht.

In mancher Hinsicht anders verhält sich *S. spinulosa*. Vor allem ist von Interesse, daß an der Keimpflanze ein oft bis 3 cm Länge erreichender epikotyler beblätterter Sproßabschnitt gebildet wird, ehe die 1. Verzweigung eintritt (E in Fig. 3 II und III). Diese ist eine echt dichotomische und findet stets senkrecht zur Mediane der Kotyledonen statt. „Beide Hauptäste verzweigen sich beiderseits in der Regel zunächst wieder gabelig, und zwar in einer zur ersten Gabelung senkrecht stehenden Ebene, in welcher nunmehr auch alle übrigen Auszweigungen der Pflanze vorkommen, die aber weiterhin nicht mehr gabelig erscheinen.“ Bruchmann, dessen Darstellung (2, S. 2) diese Schilderung entnommen ist, erwähnt noch, daß die Anisotomie schon bei der Verzweigung der Gabeläste 1. Ordnung einsetzen kann. Es werden aber an den epikotylen Teilen der Pflanze zum Unterschied von den übrigen Selaginellen (Fig. 2) keine Wurzelträger gebildet.

S. spinulosa ist somit, wie wir zusammenfassend sagen können, dadurch bemerkenswert, daß die Wurzelträgerbildung auf die Basis des Hypokotyls beschränkt ist und ein beblätterter epikotyler Sproßabschnitt gebildet wird, ehe die in gekreuzten Ebenen erfolgenden ersten Verzweigungen auftreten. Das Hypokotyl und der epikotyle Sproßabschnitt bilden zusammen die orthotrope Hauptachse der Pflanze, die für die ganze Lebensdauer erhalten bleibt und die Verbindung zwischen den Sproßverzweigungen und den isotom in sich kreuzenden Ebenen gegabelten Wurzeln herstellt.

III.

Die Lepidophyten waren baumartige Gewächse mit Stämmen bis zu 30 m Höhe und gabelig verzweigter Krone (*Lepidodendron*, Fig. 1, ferner *Lepidophloios* und *Bothrodendron*). Bei *Sigillaria* kamen neben nur schwach verzweigten sogar kronenlose Formen vor, die ein eigen-

artiges, vielleicht an Palmen oder große Pandanen erinnerndes Aussehen besessen haben müssen (Fig. 4). Am unteren Ende gingen die Stämme in die als Stigmalaria bezeichnete Basis über. Stamm, Kronen- und Stigmalariaäste waren mit der Fähigkeit zu sekundärem Dickenwachstum begabt, wie es bei baumartigen Gewächsen nicht anders zu erwarten ist.

Was das Wachstum des Stammes anlangt, so ist Zimmermann (16, S. 133) geneigt, sympodialen Aufbau anzunehmen. Ich halte das aus verschiedenen Gründen für äußerst unwahrscheinlich und bin der Ansicht, daß der ganze Stamm zwischen der basalen Stigmalaria und der Krone einem einheitlichen Sproßabschnitt entsprach, der erst in der Höhe der

ersten Kronengabelung zur Verzweigung überging. Vor allem wird das nahegelegt durch die kronenlosen Sigillarien, die zwar 10—20 m hohe Stämme bildeten, aber nicht bis zur Verzweigung kamen (Fig. 4).

Bemerkenswert ist die Neigung der Stämme namentlich von *Sigillaria* (Fig. 4) zu konischer Verdickung an der Basis, ferner die Tatsache, daß die Blattnarben bis nahe an das untere Stammende zu verfolgen sind. Diese charakteristischen Blattpolster blieben auch an den sekundär ver-

dickten Stämmen erhalten, da sie ein mit dem Dickenwachstum gleiches Schritthalten des Dilatationswachstums ausführen.

Die Verzweigung der

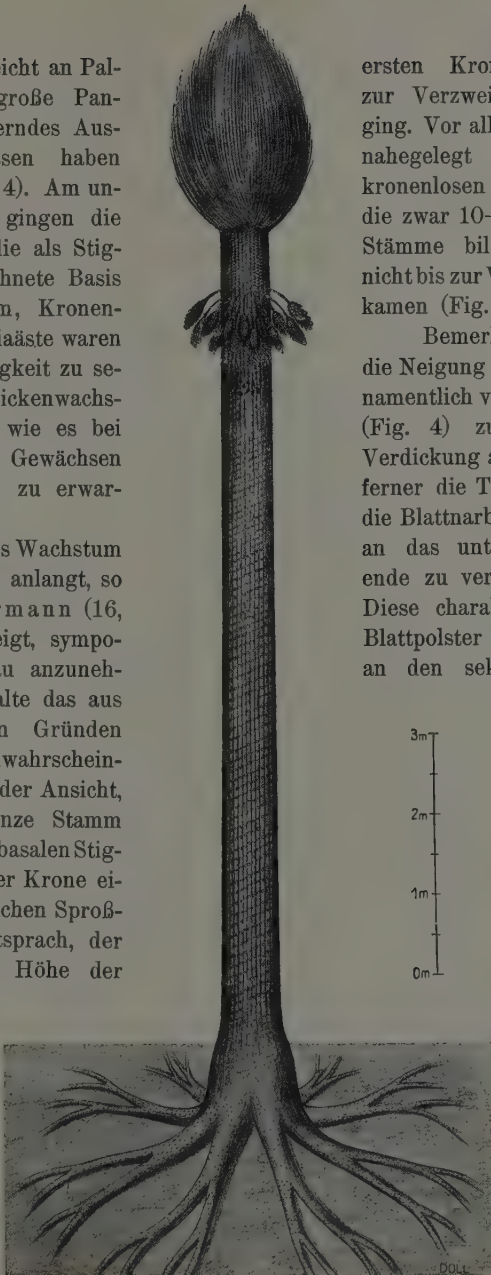


Fig. 4.

Sigillaria
der Gruppe
Eurhytidolepis.

Rekonstruktion
nach M.
Hirmer.

Krone erfolgte entweder in sich kreuzenden Ebenen, also nach dem cruciaten Typus, oder es bildete sich infolge anisotomer Gabelung eine Art Hauptachse heraus, der die schwächeren Gabeläste wie Seitenzweige ansaßen. Welche Faktoren für diese Verschiedenheiten verantwortlich waren, läßt sich nach den vorliegenden Befunden nicht beurteilen.

Von den Stigmarien sagt Hirmer (8, S. 285), ihre Verzweigung sei „der der apikalen Stammpartie der Lepidodendraceen und Sigillarien ganz homolog; nur mit dem einzigen Unterschied, daß die beiden ersten in zwei zueinander senkrechten Ebenen ausgeführten Gabelteilungen unmittelbar hintereinander erfolgen, wodurch die Basis des Stammes plötzlich in vier zueinander im Kreuz stehende Gabelarme aufgeteilt ist“. Die Verwendung des auf die vorliegenden Verhältnisse gar nicht passenden Homologiebegriffes¹⁾ soll wohl besagen, daß die Verzweigung von Krone und Stigmarien identisch sei, zumal als einziger Unterschied hervorgehoben wird, daß die beiden ersten Gabelungen so kurz hintereinander erfolgten, daß der Eindruck einer Vierteilung der Stammbasis erweckt wird. Es besteht aber noch ein sehr wichtiger anderer Unterschied: die Verzweigung der Krone erfolgte in gekreuzten Ebenen, die der Stigmarienäste dagegen in einer einzigen Ebene, also nach flabellatem Muster. Wir müssen für sie demnach dorsiventralen bzw. bilateralen Bau vermuten, wofür Anhaltspunkte in der abgeplatteten Querschnittsform der Gabeläste vorhanden sind. Das eigentliche Problem aber, das die Stigmarien aufgeben, wird von Hirmer dadurch übergangen, daß er von vornherein eine Gabelung des Stammes an der Basis annimmt, anstatt zu fragen, wie eine so sonderbare Gestaltung des Stammgrundes allenfalls auf einem anderen, weniger hypothetischen Weg zustande gekommen sein könnte. Damit man recht verstehe: rein deskriptiv ist natürlich alles in Ordnung; es sieht tatsächlich so aus, als habe sich der Stamm an der Basis gabelig geteilt. Trotzdem kann kein Zweifel sein, daß es sich nur um eine scheinbare Dichotomie handelt.

Zu einem Verständnis dieses eigenartigen Verhaltens kommen wir auf Grund der Wurzelträgertheorie der Stigmarien. Die primären Stig-

1) Es scheint notwendig zu sein an dieser Stelle an die Bedeutung des Homologiebegriffes zu erinnern, der, obwohl streng festgelegt, heutzutage vielfach in einer sehr unkritischen Weise gebraucht wird. Homologie ist gleichbedeutend mit Homotopie, kann sich also nur bei Organen finden, welche bei verschiedenen im Typus oder Gesamtaufbau übereinstimmenden Organismen an derselben Stelle stehen. Das schließt die Verwendung des Begriffes zur Bezeichnung ähnlicher Bildungen innerhalb ein und desselben Organismus aus.

marienäste sind danach gar keine Gabeläste des Stammes, sondern Wurzelträger, die in Zweizahl und opponierter Stellung aus der Stammbasis hervorgegangen und mit dem Stamm unter gleichzeitiger Verzweigung sekundär in die Dicke gewachsen sind. Die ganze Pflanze wäre sonach allorhizophor mit einer verlängerten stammartigen Hauptachse, deren Gabelung oben die Krone liefert.

Eine einwandfreie Deutung dieser Wuchsform wäre nur auf entwicklungsgeschichtlicher Grundlage möglich. Leider sind Keimpflanzen bzw. Jugendstadien von Lepidophyten bislang nicht bekannt geworden. Es liegt aber die Vermutung nahe, daß sie denen der Selaginellen ähnlich waren, die ja als heterospore ligulate Lycopodiinen zweifellos mit den Lepidophyten nahe verwandt, vielleicht sogar nur krautige bzw. halbstrauchige Epigonen der baumförmigen fossilen Vertreter sind. Unsere Frage wird also lauten müssen: Wie können wir uns auf Grund der Entwicklung der rezenten Selaginellen das Zustandekommen der baumförmigen Lepidophyten und ihrer Stigmarien vorstellen? Für den Vergleich kommt besonders *S. spinulosa* in Betracht, da sie, wie die Lepidophyten, eine allorhizophore und isophyll beblätterte Pflanze darstellt. Darüber hinaus aber herrscht eine erstaunlich weitgehende Ähnlichkeit im Gesamtaufbau (Typus), die uns geradezu eine Homologisierung der Stigmarien mit den hypokotylen Wurzelträgern von *S. spinulosa* erlaubt.

In Fig. 5 I ist der Sproßaufbau von *S. spinulosa* in ein Schema gebracht, das die aus einem epi- und hypokotylen Abschnitt (H und E) bestehende Hauptachse zeigt, die oben sich dichotom verzweigt und an der Basis Wurzelträger hervorgebracht hat, von denen angenommen ist, daß sie, statt einfach und kurz zu bleiben, sich nach Art der übrigen Selaginellen wiederholt gegabelt haben. An Hand des Schemas Fig. 5 II wollen wir uns vorstellen, daß der epikotyle Abschnitt (E) vor seiner Gabelung stark in die Länge und sekundär in die Dicke gewachsen ist und auch das hypokotyle Glied (H) ähnlich wie bei rezenten Bäumen in dieses Dickenwachstum einbezogen wurde. Als Folge dieser Veränderungen ergibt sich eine baumartige Pflanze mit einheitlichem Hauptstamm, der oben eine aus dessen Gabelung hervorgegangene mehr oder minder mächtige Krone trägt.

Von besonderer Wichtigkeit ist aber die Stammbasis. In Schema Fig. 5 I sind drei Wurzelträger vorhanden, von denen der erste, der Keimwurzelträger (W_1), am schwächsten ist, während die beiden folgenden

(W_2 und W_3) stärker entwickelt sind. Sie stehen auf gleicher Höhe der Stammbasis einander gegenüber. Gesezt der erste, dauernd schwach bleibende Wurzelträger wäre hinfällig, so erhielte man an der Hypokotylbasis Verhältnisse, die stark an eine Gabelung erinnern. Es sähe aus, als hätte sich das Hypokotyl an seinem unteren Ende dichotom verzweigt, dies um so mehr, da für die beiden persistierenden Wurzelträger angenommen werden muß, daß das sekundäre Dickenwachstum des Stammes auch auf sie sich erstreckt hat, wozu man Schema Fig. 5 II vergleiche. Dieses zeigt bereits alle wesentlichen Merkmale eines

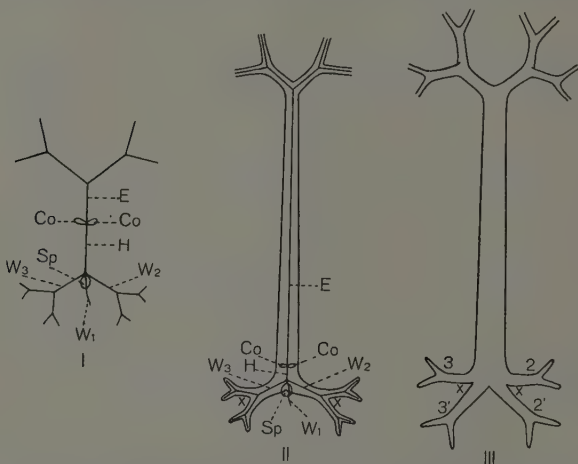


Fig. 5. Schema zur Ableitung des Aufbaues der Lepidophyten aus den bei *Selaginella spinulosa* vorgezeichneten Verhältnissen. Bezeichnungen wie in Fig. 3. $\times \times$ in II und III gibt die Gabelungsstelle der primären Stigmarienarme an. Deren Äste sind in III mit 2, 2' und 3, 3' bezeichnet. Sonstige Erläuterungen im Text.

Lepidophytenbaumes. Die Vierteilung der Stammbasis ergibt sich, wenn gemäß Schema Fig. 5 III die beiden primären Stigmarienäste schon unmittelbar an ihrer Ursprungsstelle sich gabeln.

Die erwähnte konische Verdickung der Stammbasen namentlich von *Sigillaria* dürfte bei *S. spinulosa* in der Anschwellung des Hypokotylgrundes angedeutet sein, zumal diese, wie die Untersuchungen Bruchmanns (2, S. 39) gezeigt haben, ihre Entstehung ebenfalls einem sekundären Dickenwachstum verdankt. Dieser sekundäre Zuwachs ist aber bei *S. spinulosa* auf die Hypokotylbasis beschränkt. Vielleicht begann das sekundäre Dickenwachstum auch bei den Lepidophyten an

dieser Stelle, um sich erst später nach oben hin fortzusetzen; auf diese Weise würde sich erklären, daß die Stammbasis in der Produktion sekundärer Gewebe dauernd den übrigen Stammteilen voraus war.

Den „basal knot“ am Hypokotyl von *S. spinulosa* zieht auch Bower (1, S. 220) zum Vergleich mit *Stigmaria* heran, ist aber der Ansicht, daß er als solcher der ganzen Stigmarienbildung der Lepidophytenstämme entspreche. Wie deren Verzweigungen zustande gekommen sein sollen, bleibt dabei dunkel. Bower selbst muß daher zugeben, daß diese Homologisierung „far from being exact“ sei. Sie wird jedoch exakt, wenn man in sie die aus der Hypokotylbasis entspringenden Wurzelträger einbezieht.

Eine gewisse Schwierigkeit bedeutet nur die Verzweigung der Stigmarienarme in einer Ebene, da die Wurzelträger bei den homorhizophoren Selaginellen, wo allein sie sich verzweigen, cruciat gegabelt sind. Sie haben dort aber auch eine andere Stellung. Bei den Lepidophyten stehen sie an einer radiären Achse als Seitenorgane, für die dorsiventrale Ausbildung nichts Ungewöhnliches ist. Dorsiventralität aber bringt von selbst Verzweigung in nur einer Ebene mit sich.

Wir fassen also die Lepidophyten als allorhizophore Lycopodiinen vom Typus der *S. spinulosa* auf. Zum Unterschied von den rezenten Selaginellen waren sie baumförmig entwickelt und mit der Fähigkeit zu sekundärem Dickenwachstum begabt, in das nicht nur Stamm- und Kronenverzweigungen, sondern auch die Wurzelträger einbezogen waren. Die Gabelung der Stammbasis (*Stigmaria*) ist nur eine scheinbare und erklärt sich aus der Zweizahl und opponierten Stellung der Wurzelträger an ihr. Damit ist das Stigmarienproblem morphologisch soweit geklärt, als es auf Grund der erhaltenen Reste möglich ist. Und es bleibt nur zu wünschen, daß es noch gelingen möge, Keimpflanzen von Lepidophyten aufzufinden, an denen unsere Ableitung ihren eigentlichen und letzten Prüfstein fände.

Literaturverzeichnis.

1. Bower, F. O.: The origin of a land flora. London 1908.
2. Bruchmann, H., Untersuchungen über *Selaginella spinulosa* A. Br. Gotha 1897.
3. — Von den Wurzelträgern der *Selaginella kraussiana* A. Br. Flora **95**, 150 (1905).
4. — Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora **104**, 180 (1912).
5. Fitting, H., Sporen im Buntsandstein — die Makrosporen von *Pleuromeia*? Ber. D. Bot. Ges. **25**, 434 (1907).
6. Goebel, K., Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 1. Bd. Jena 1928.
7. — Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., 2. Bd. Jena 1930.

8. Hirmer, M., Handbuch der Paläobotanik, 1. Bd. München 1927.
 9. — Rekonstruktion von *Pleuromeia Sternbergi* Corda, nebst Bemerkungen zur Morphologie der *Lycopodiales*. Palaeontographica **28**, Abt. B, 47 (1933).
 10. Pritzel, E., *Lycopodiaceae*. A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, 4. Abt., S. 563. Leipzig 1902.
 11. — *Psilotaceae*. A. Engler und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, 4. Abt., S. 606. Leipzig 1902.
 12. Schimper, W. Ph., Paléontologie végétale, Bd. 2. Paris 1870—1872.
 13. Scott, D. H., Studies in Fossil Botany, 3. Aufl., 1. Bd. London 1920.
 14. Solms-Laubach, H. Graf zu, Einleitung in die Paläophytologie. Leipzig 1887.
 15. Weiss, F. E., A re-examination of the stigmarien problem. Proc. Linn. Soc., Sess. 114, 151. London 1932.
 16. Zimmermann, W., Die Phylogenie der Pflanzen. Jena 1930.
-

Neuere botanische Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Süßwasserflora Mitteleuropas. Herausgegeben von Prof. Dr. A. Pascher, Prag.

9. Heft: **Zygnemales.** Zweite Auflage, bearbeitet von Priv.-Doz. Dr. Viktor Czurda, Prag. Mit 226 Abbild. im Text. V, 222 S. 1932

Rmk 9.—, geb. 10.—

10. Heft: **Bacillariophyta (Diatomeae).** Zweite Auflage, bearbeitet von Dr. Friedrich Hustedt, Bremen. Mit 875 Abbild. im Text. VIII, 466 S. Taschenformat. 1930

Rmk 18.—, geb. 19.50*

14. Heft: **Bryophyta (Moose), Sphagnales (Torfmoose), Bryales (Laubmoose), Hepaticae (Lebermoose).** Zweite Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. H. Paul, München, W. Mönkemeyer, Leipzig und Prof. Dr. V. Schiffner, Wien. Mit 264 Abbild. im Text. VIII, 252 S. 1931

Rmk 12.—, geb. 13.50*

Pflanzensoziologie. Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien. Herausgegeben von der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen.

Band I: **Vegetationskunde von Ostpreußen.** Von Dr. H. Steffen, Allenstein. Mit 67 Abbild. im Text. XIV, 406 S. gr. 8° 1931

Rmk 22.—, geb. 24.—*

Band II: **Vegetationskunde der Karawanken.** Von Erwin Aichinger, Klagenfurt. Mit 57 Abbild. im Text. XIII, 329 S. gr. 8° 1933

Rmk 17.—, geb. 18.50

Pflanzenforschung. Herausgegeben von Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem.

Heft 15: **Die Heterokontengattung Tribonema.** Von Dr. Eva Hawlitschka. Mit 18 Abbild. im Text. V, 36 S. gr. 8° 1932

Rmk 3.—

Heft 16: **Die Eisenorganismen.** Systematik und Morphologie. Von Dr. Paul Dorff, Mit 40 Abbild. im Text. III, 62 S. gr. 8° 1934

Rmk 3.60

Heft 17: **Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser- und Sumpfmossen.** Von Dr. Elsa Zastrow. Mit 43 Abbild. im Text. 1934

im Druck

Botanische Versuche ohne Apparate. Ein Experimentierbuch für jeden Pflanzenfreund. Von Dr. Hans Molisch, emer. o. ö. Prof. u. Direktor d. pflanzenphysiolog. Instituts an der Univers. Wien. Mit 62 Abbild. im Text. XII, 200 S. gr. 8° 1931

Rmk 9.—, geb. 10.—

Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. (Untersuchungen über den osmotischen Wert.) Von Heinrich Walter, ao. Prof. an der Univers. Heidelberg. Mit 73 Abbild. im Text. XII, 174 S. gr. 8° 1931

Rmk 10.—, geb. 12.—

Monographie der Gattung Lathraea. Von Prof. Emil Heinricher, gew. Vorstand des botan. Institutes und botan. Gartens der Univers. Innsbruck. Mit 45 Abbild. im Text und 5 Tafeln. IV, 152 S. gr. 8° 1931

Rmk 12.—

Saprophotismus und Symbiose. Studien an tropischen Orchideen. Von Dr. Hans Burgeff, o. Prof. an der Univers. Würzburg. Mit 176 Abbild im Text. VIII, 249 S. gr. 8° 1932

Rmk 15.—, geb. 16.50

Der Geotropismus der Pflanzen. Von Dr. Felix Rawitscher, Prof. der Botanik an der Univers. Freiburg i. Br. Mit 257 Abbild. im Text. VIII, 420 S. gr. 8° 1932

Rmk 21.—, geb. 22.50

Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). Von Lothar Geitler, Wien. Mit 125 Abbild. und 17 Kurven im Text. (Abdruck aus „Archiv für Protistenkunde“, Bd. 78.) 226 S. gr. 8° 1932

Rmk 20.—

Neuere botanische Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

- Die Nährstoffaufnahme der Pflanze.** Von Dr. **Henrik Lundegårdh**, Prof. in Stockholm. Mit 79 Abbild. im Text und 5 Tafeln. VIII, 374 S. gr. 8° 1932 Rmk 20.—, geb. 22.—
- Die Stoffproduktion der Pflanzen.** Von Dr. **P. Boysen Jensen**, o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Univers. Kopenhagen. Mit 43 Abbild. im Text. VI, 108 S. gr. 8° 1932 Rmk 4.50
- Julius Sachs, der Begründer der neueren Pflanzenphysiologie. 1832—1897.** Von **Ernst G. Pringsheim**, Prof. an der Deutschen Univers. in Prag. Mit 13 Tafeln. XII, 302 S. gr. 8° 1932 Rmk 16.—, geb. 18.—
- Die Spaltungsgesetze der Blätter.** Eine Untersuchung über Teilung und Synthese der Anlagen, Organisation und Formbildung, sowie über die Theorie der korrelativen Systeme. (Beitrag XVI zur synthetischen Morphologie.) Von Prof. Dr. **Martin Heidenhain**, Vorstand des Anatom. Instituts zu Tübingen. Mit 221 Abbild. und 11 Diagrammen im Text. XII, 424 S. gr. 8° 1932 Rmk 30.—, geb. 32.—
- Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung Italiens.** Von Prof. Dr. **L. Adamović**, ehem. Direktor d. Botan. Instituts u. Gartens der Univers. Belgrad u. Dozent f. Pflanzengeographie a. d. Univers. Wien. Mit 51 pflanzengeograph. Originalkarten. XII, 259 S. gr. 8° 1933 Rmk 22.—, geb. 24.—
- Lehrbuch der Allgemeinen Botanik.** Von Dr. **F. A. F. C. Went**, o. Prof. der Botanik an der Univers. Utrecht. Vom Verfasser aus dem Holländischen übersetzt. Mit 274 Abbild. im Text. VI, 422 S. gr. 8° 1933 Rmk 19.—, geb. 20.50
- Deutsche Waldbäume und Waldtypen.** Von Prof. Dr. **Walther Schoenichen**, Direktor der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen. Mit 41 Skizzen im Text und 20 Waldbilder auf 10 Tafeln. XII, 208 S. gr. 8° 1933 Rmk 14.—, geb. 15.50
- Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaft.** Von Dr. **Hans Molisch**, emer. o. ö. Prof. u. Direktor d. pflanzenphysiolog. Institutes a. d. Univers. Wien. Mit 12 Abbild. im Text. VIII, 118 S. gr. 8° 1933 Rmk 5.—, geb. 6.—
- Die Sexualität als Problem der Genetik.** Versuch eines kritischen Vergleiches der wichtigsten Theorien. Von Dr. **Felix Mainx**, Privatdozent an der Deutschen Univers. in Prag. III, 88 S. gr. 8° 1933 Rmk 5.—
- Organographie der Pflanzen,** insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Von Dr. **K. Goebel**, Prof. an der Univers. München. Dritte umgearbeitete Auflage. Drei Teile.
- I. **Allgemeine Organographie.** Mit 621 Abbild. im Text. IX, 642 S. gr. 8° 1928 Rmk 30.—, geb. 32.—*
- II. **Bryophyten. / Pteridophyten.** Mit 850 Abbild. im Text. X u. S. 643—1378 1930 Rmk 35.—, geb. 37.—*
- III. **Samenpflanzen.** Mit 437 Abbild. im Text. X, S. 1379—2078, gr. 8° 1933 Rmk 38.—, geb. 40.—
- Ergänzungsband 1: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.** Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 278 Abbild. im Text. X, 565 S. gr. 8° 1924 Rmk 20.—, geb. 22.—*
- Ergänzungsband 2: Blütenbildung und Sproßgestaltung** (Anthokladien und Infloreszenzen). Mit 219 Abbild. im Text. VII, 242 S. gr. 8° 1931 Rmk 16.—, geb. 18.—
- Hundert Jahre Tradescantia.** Von **Ernst Küster**, Gießen. Mit 7 Abbild. im Text. III, 36 S. gr. 8° 1933 Rmk 2.—